

INSECTES SOCIAUX

Dec 29 '61
BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume VIII - Mars 1961 - Numéro I

MASSON & C^{ie} ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1961

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollar U. S. A. : **14**
 { Francs Belges : **700**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : **12,85**
 { Francs Belges : **642,50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.
d) C. C. P. Paris 599.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. Jacques LECOMTE
Laboratoire de Recherches Apicoles
" LA GUYONNERIE "
BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise)

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN UEBER EINIGE VERHALTENSWEISEN VON *POLYERGUS RUFESCENS* LATR. UND *RAPTIFORMICA SANGUINEA* LATR. (1)

von
H. BECK

(Institut für Angewandte Zoologie, Universität Würzburg.)

A. — Einleitung. Zur Biologie von *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr.

Eine umfassende Aufstellung und Gliederung der Formen des Zusammenlebens von Ameisen verschiedener Artzugehörigkeit verdanken wir WASMANN (1915). Wesentlich ergänzt wurde seine Darstellung durch GÖSSWALD (1934 und 1938). WASMANN unterscheidet zusammengesetzte Nester und gemischte Kolonien. Letztere können zufällig oder gesetzmäßig gemischte Kolonien sein. Unter den gesetzmäßigen Formen gemischter Kolonien führt er *Raptiformica sanguinea* Latr. (abgekürzt *R. s.*) als einzigen Vertreter einer 1. Klasse seiner Einteilung auf: der Besitz eines Kaurandes macht diese Art in Bezug auf die Nahrungsaufnahme unabhängig von Hilfsameisen. Zur 2. Klasse, der ein gezählter Kaurand der Mandibeln fehlt, gehören neben der sog. Amazonenameise *Polyergus rufescens* Latr. (abgekürzt *P. r.*) auch *P. lucidus* Mayr, *Strongylognathus huberi* For., *Str. testaceus* Schenck und *Harpagoxenus sublaevus* Nyl. Diese Arten sind nach Angaben WASMANNs und anderer Autoren unfähig, sich auf die Dauer selbständig zu ernähren und somit auf Hilfsameisen angewiesen.

Versuche von ADLERZ (1886), WASMANN (1915) und FOREL (1920) zeigen, daß *P. r.*-♀♀ zwar selbständig fressen können, von dieser Fähigkeit aber nur selten Gebrauch machen und ohne Fütterung durch Hilfsameisen auch bei reichlichem Futterangebot zugrunde gehen.

Zur Aufrechterhaltung und Vergrößerung ihres Hilfsameisen — („Sklaven“ —) bestandes führen sowohl *P. r.* — wie *R. s.* — ♂♂ Puppenraubzüge durch, die von den genannten Autoren mehrfach und ausführlich beschrieben worden sind. Hierbei werden Nester verschiedener Arten der Untergattung *Serviformica* überfallen und ♀-Puppen von dort zum eigenen Nest mitgenommen. Die daraus ausschlüpfenden Ameisen übernehmen die Funktion von ♂♂ in der gemischten Kolonie. Bei *P. r.*, wo nach WASMANN (1915)

(1) Auf diesen I. Teil folgt ein weiterer über histologische Untersuchungen bei *Pol. rufesc.* und *Raptiform. sang.*

die Anzahl solcher „Sklaven“ etwa 10 bis 13 mal so groß ist wie die der „Herren“, ist dies besonders wichtig, da sich die *P. r.*-♀♀ weder am Nestbau noch bei der Brutpflege beteiligen. Die funktionelle Arbeiterkaste besteht also bei *P. r.* praktisch nur aus Sklaven.

Die Anzahl der Hilfsameisen bei *R. s.* beträgt demgegenüber nur 1/8 bis 1/3 der Nestbevölkerung; diese Art vermag auch ohne Sklaven auszukommen und wird auch gelegentlich ohne solche angetroffen.

WASMANN (1915) spricht daher von einer obligatorischen Dulosis bei *P. r.*, während *R. s.* nur fakultativ dulotisch ist. Für die Verwendung artfremder Ameisen zum Nutzen der eigenen Art ist auch der Ausdruck Sozialparasitismus gebräuchlich.

Die Abhängigkeit der *P. r.*-♀♀ von Hilfsameisen ist z. T. auch morphologisch bedingt. Ihre Mandibeln sind spitz-sichelförmig und eignen sich besonders gut zum Ergreifen und Transportieren von Puppen und sind ausgezeichnete Waffen für den Kampf mit anderen Ameisen; zu einer selbständigen Nahrungsaufnahme sind sie aber kaum brauchbar. Auch die Taster der Mundwerkzeuge sind reduziert (WASMANN, 1915). Die bei den übrigen Formicinen 6-gliedrigen Kieferntaster sind bei *P. r.* 4-gliedrig, die sonst 4-gliedrigen Lippentaster 2-gliedrig. Bei *R. s.* sind keine morphologischen Gegebenheiten bekannt, die eine Beziehung zur sozialparasitischen Lebensweise vermuten lassen.

Ziel dieser Arbeit ist es, einige typische Verhaltensweisen von *P. r.* im Vergleich mit *R. s.* genauer zu untersuchen und, soweit möglich, quantitativ zu erfassen. Ein zweiter Teil der Arbeit soll zeigen, inwieweit diese Verhaltensweisen mit morphologisch-histologischen Veränderungen einhergehen.

Für die Anregung zu diesem interessanten Thema sowie für stets rege Anteilnahme und Förderung meiner Untersuchungen bin ich Herrn Professor Dr. K. GößWALD, meinem hochverehrten Lehrer, zu großem Dank verpflichtet. Auch Herrn Privatdozenten Dr. KLOFT sei an dieser Stelle für zahlreiche Ratschläge gedankt.

B. — Verhalten bei der Nahrungsaufnahme.

In Laborzuchten wurden *R. s.* — und *P. r.* — ♀♀ mit Honig gefüttert, der nach GößWALD und KLOFT (1956) mit Wasser im Verhältnis 2:3 vermischt war und in kleinen Uhrgläschen verabreicht wurde. Dabei konnte wiederholt beobachtet werden, daß *R. s.*-♀♀ zu schlürfen begannen, wenn sie mit ihren Antennen die Honig-Flüssigkeit berührt hatten. *P. r.*-♀♀ schienen den Honig als Nahrung nicht zu erkennen, denn sie liefen in allen beobachteten Fällen, auch nach Beführung des Honigs, achtlos weiter. Das legte die Vermutung nahe, daß entweder den Antennen ein entsprechendes Wahrnehmungsvermögen fehlt, oder daß der Honig zwar wahrgenommen wird, Assoziationen zur selbständigen Nahrungsaufnahme aber unterbleiben.

1^o ANTENNEN-KONTAKT-REAKTION. — Um dieser Frage nachzugehen, wurde folgender Versuch ausgeführt: die Antennen von ♀♀ der beiden vorliegenden Arten, die mehrere Tage gehungert hatten, wurden mit der Spitze einer feinen Kapillare betupft, an der ein kleiner Honigtropfen hing. Die Tiere zeigten daraufhin entweder keine Reaktion oder sie wandten sich sofort dem Tropfen zu und begannen zu saugen. Ließen die Tiere den Tropfen anfänglich unbeachtet, so wurden ihre Fühler mehrmals betupft und zwar möglichst im Bereich der ganzen Geißel. Das hatte aber meist auch keinen Erfolg mehr.

TAB. I. — POSITIVE (+) BZW. NEGATIVE (—) NÄHRUNGS-AUFNAHMEREAKTION NACH BERÜHREN DER ANTENNEN MIT HONIGWASSER.

	ANZAHL.	+	—	+ %	— %
<i>P. r.</i> -♀♀	130	17	113	13,1	86,9
<i>R. s.</i> -♀♀	300	238	62	79,3	20,7

Der Versuch zeigt deutlich, daß bei *P. r.* eine Wahrnehmung zwar möglich, aber stark beeinträchtigt ist, sei es, daß die Fühlersinnesorgane selbst weniger leistungsfähig sind, oder daß die Weiterleitung und Koordination von Reizen sowie die Fähigkeit zu entsprechenden Muskelreaktionen vermindert ist. Wie der Prozentsatz negativer Reaktionen bei *R. s.* zeigt, handelt es sich aber offenbar nur um einen graduellen Unterschied. Berührt man jedoch die Mundwerkzeuge von hungrigen *P. r.*-♀♀ unterhalb der Mandibeln mit dem Honigtropfen, dann beginnen sie jedesmal zu schlürfen, vorausgesetzt, daß sie sich nicht in einem Erregungszustand befinden, z. B. in Droh- oder Abwehrstellung mit vorgestreckten Fühlern und weit geöffneten Mandibeln oder daß sie lebhaft umherlaufen. In solchen Fällen verweigern auch *R. s.*-♀♀ die Nahrungsaufnahme.

2^o FÜTTERUNG MIT RADIOAKTIVEM HONIG. — Um genaueren Aufschluß über die Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme und ihrer Verteilung an Nestgenossen zu erhalten, wurden Fütterungsversuche mit radioaktiv markiertem Honig durchgeführt.

Methode. Dem in oben beschriebener Weise verdünnten Honig wurde radioaktiver Phosphor (³²P in salzsaurer Lösung) zugesetzt und dieses Gemisch an die Ameisen verfüttert. Die Impulse wurden mit einem β -Glockenzählrohr vom Typ FHZ 15 in Verbindung mit dem Strahlenmeßgerät FH 49 (Friesicke & Höpfner) gemessen. Tiere, die den Honig an Nestgenossen weitergeben sollten („Futterholerinnen“), hatten eine Aktivität zwischen 1 000 und 6 000 Impulsen pro Minute; sie wurden in der Regel zu 5 Nestgenossen gesetzt. Für die Versuche wurden *P. r.*-♀♀ mit *Serviformica rufibarbis*-Skaven (*Sf. rb.*) von Randersacker und *R. s.*-♀♀ mit *Serviformica fusca*-Skaven von Kist (beide Orte in der Umgebung von Würzburg) herangezogen.

Zunächst sollte die Anzahl von Ameisen, die von Futterholerinnen nach 4 Stunden und nach 20 Stunden gefüttert worden waren, bei *P. r.* und *R. s.* mit der Zahl der ungefütterten verglichen werden. Außerdem sollte festgestellt werden, ob ein wesentlicher Unterschied besteht, wenn *R. s.*-♀♀ von Sklaven oder von Artgenossen gefüttert werden.

Darüber gibt Tabelle II Auskunft.

TAB. II. — VERGLEICH DER GEFÜTTERTEN UND UNGEFÜTTERTEN *P. r.* —UND *R. s.* — ♀♀, DENEN 4 BZW. 20 STUNDEN LANG FUTTERHOLERINNEN ZUGESETZT WAREN.

In der ersten Spalte sind links die Futterholerinnen, rechts die Futterabnehmer aufgeführt.

FÜTTERUNG von - an	h	GEFÜTTERT.	NICHT GEFÜTTERT.	TOTAL.
<i>Sf. rb.</i> → <i>P. r.</i>	4	29	65	94
<i>Sf. f.</i> → <i>R. s.</i>	4	46	24	70
<i>R. s.</i> → <i>R. s.</i>	4	60	30	90
<i>Sf. rb.</i> → <i>P. r.</i>	20	48	46	94
<i>Sf. f.</i> → <i>R. s.</i>	20	63	7	70
<i>R. s.</i> → <i>R. s.</i>	20	81	9	90

Zu den Versuchen wurden nur ♀♀ herangezogen, die 4 bis 5 Tage ohne Nahrung gelassen waren. Von *R. s.* wurden als Futterabnehmer nur ♀♀ verwendet, die kein durch eine Füllung des Kropfes gedehntes Gaster besaßen.

Die Tabelle zeigt einen auffallenden Unterschied in der Fütterungshäufigkeit zwischen den *P. r.*-♀♀ einerseits und den durch Sklaven wie auch durch Artgenossen gefütterten *R. s.*-♀♀ andererseits. Bei den *R. s.*-♀♀ spielt es in dieser Hinsicht keine Rolle, ob sie von Sklaven oder Artgenossen gefüttert werden.

Von den *P. r.*-♀♀ sind nach 4 Stunden nur ein Drittel der Tiere gefüttert, von den *R. s.*-♀♀ zur gleichen Zeit bereits zwei Drittel. Nach 20 Stunden hat bei *P. r.* die Hälfte der Tiere Honig übernommen, während bei *R. s.* nur 1/10 der ♀♀ ohne Nahrung ist.

Die Unterschiede in Tab. II sind auch statistisch nach dem χ^2 -Test einwandfrei gesichert und zwar sowohl für die 4-stündige wie die 20-stündige Versuchsdauer.

Die Tab. II enthält jedoch keine Angaben über die Futtermengen, die von den einzelnen ♀♀ aufgenommen werden. Es könnte z. B. sein, daß die *P. r.*- ♀♀ sich zwar weniger oft füttern lassen, dann aber ein um so größeres Quantum aufnehmen. Die verwendete Apparatur gestattete es, den verfütterten Honig auch quantitativ zu erfassen. Diese Ergebnisse sind aus Tabelle III, a und b zu ersehen.

TAB. III a, b. — MENGEN DES VON *P. r.* — UND *R. s.* — ♀♀ AUFGENOMMENEN RADIOAKTIV MARKIERTEN HONIGS.

a) Befund nach 4 h Verteilungszeit						
FÜTTERUNG VON \rightarrow an.	n FUTTER- HOLER.	n GEFÜTT. ♀♀ .	GESAMT- AKTIVITÄET ALLER FUTTER- HOLER.	VON GESAMT- AKTIVITÄET DER FUTTER- HOLER UEBER- NOMMENER ANTEIL.		ANTEIL DER UEBERNOMMENEN AKTIVITÄET JE ♀ (Mittelwert).
				Imp/min	%	
<i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i>	18	29	39 234	6 324	16,1	171,5 \pm 30,6
<i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i>	14	46	36 693	18 398	50,1	321,7 \pm 39,5
<i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i>	18	60	71 959	34 734	48,3	410,6 \pm 47,4
b) Befund nach 20 h Verteilungszeit						
<i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i>	18	48	39 234	9 230	23,5	165,7 \pm 46,8
<i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i>	14	63	36 693	20 016	54,6	300,8 \pm 31,0
<i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i>	18	81	71 959	48 726	67,3	526,0 \pm 44,2
Statistische Sicherung.						
Vergleich <i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i> — <i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 4 h : gesichert.						
— <i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i> — <i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 4 h : gesichert.						
— <i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> — <i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 4 h : Sicherung nicht möglich.						
— <i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i> — <i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 20 h : gesichert.						
— <i>Sf. rb.</i> \rightarrow <i>P. r.</i> — <i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 20 h : gesichert.						
— <i>Sf. f.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> — <i>R. s.</i> \rightarrow <i>R. s.</i> 20 h : Sicherung nicht möglich.						
* Nicht gefütterte ♀♀ vgl. Tab. II!						

Es zeigt sich, daß *P. r.* auch in den Futtermengen weit hinter *R. s.* zurücksteht. Während die *R. s.*- ♀♀ nach 4 Stunden ihren Futterhole-

rinnen, Sklaven wie Artgenossen, schon etwa die Hälfte ihres Honigs abgenommen haben, ist auf die *P. r.*-♀♀ nur knapp 1/6 des Honigs ihrer Sklaven übergegangen.

Nach 20 Stunden haben die Amazonen ihren Futterholerinnen zwar noch mehr Honig abgenommen (7 % mehr), es ist aber auch jetzt nur knapp 1/4 der anfangs in den Futterholerinnen enthaltenen Menge. Bei den *R. s.*-Versuchsreihen gehen die Ergebnisse nach 20 Stunden auseinander und zwar ist die Zunahme der Nahrungsübergabe von den Sklaven geringer (6 %), während von den Artgenossen noch eine beträchtliche Menge zusätzlich übernommen wird.

Ein Vergleich der von ♀♀ beider Arten aufgenommenen Honigmengen ist insofern unter Vorbehalt anzustellen, als es unklar ist, inwieweit die Futterholerinnen die Menge des von ihnen abgegebenen Honigs variieren können. Es wäre z. B. denkbar, daß die *Sf. rb.*-Futterholerinnen von *P. r.*, wenn sie in einem bestimmten Zeitraum nur wenige Male angebettelt werden, die Tendenz haben, größere Mengen abzugeben. Umgekehrt könnten z. B. die *Sf. f.*-Futterholerinnen von *R. s.*, nachdem ihnen schon größere Mengen Honig abgenommen wurden, den später kommenden ♀♀ weniger Honig abgeben, als den zuerst versorgten. Tatsächlich übernehmen Nachzügler weniger Honig als die früher gefütterten, ob aufgrund schwächerer eigener Aufnahmetendenz oder weil die Futterholerinnen weniger anbieten, mag dahingestellt sein. In Tab. III drückt sich dieser Befund in einem geringeren Mittelwert der Aufnahme nach 20 Stunden im Vergleich mit der 4-stündigen Versuchsdauer aus.

Aus diesen Fütterungsversuchen geht eindeutig hervor, daß sich die *P. r.*-♀♀ weniger intensiv um Nahrung bemühen und geringere Mengen aufnehmen als *R. s.*-♀♀. Sicherlich deswegen, weil das normale Futterverteilungsverhalten bei ihnen degeneriert ist: sie sorgen in der Hauptsache für den eigenen Nahrungsbedarf, während die *R. s.*-♀♀ das Bestreben haben, von ihrer Nahrung an Nestgenossen weiterzugeben.

30 DIREKTE NAHRUNGS-AUFNAHME BEI *Polyergus rufescens* LATR. — Wie WASMANN (1915) und andere Autoren berichten, sind *P. r.*-♀♀ nicht in der Lage sich längere Zeit selbständig zu ernähren. Bei isolierten *P. r.*-♀♀, denen reichlich Futter in Form von Honig und Fleischstückchen vorgesetzt worden war, konnte WASMANN trotz längerer Beobachtungen in keinem Falle eine Nahrungsaufnahme feststellen. Er bemerkte lediglich, daß einige Tiere an Wassertropfen leckten, die an der Glaswand des Beobachtungsnestes hingen.

Eigene Beobachtungen schienen diese Angaben voll zu bestätigen. *Polyergus*-♀♀ in Kunstnestern achteten nicht auf den Honig, der in kleinen Uhrgläsern ausgelegt war. Sie liefen sogar öfter in der Honiglösung herum, wobei sie sich die Beine und den Körper verschmierten; eine aktive Nahrungsaufnahme wurde nie unmittelbar beobachtet. Es ist jedoch möglich, daß die Tiere im Vorbeilaufen kurz an dem Honig leckten und daß diese nur wenige Augenblicke dauernde Tätigkeit der

Beobachtung entgangen war. *Serviformica*-Sklassen beachteten den Honig immer, indem sie entweder von diesem fraßen, oder, bei gefülltem Kropf, das Uhrgläschen mit der Honiglösung nach kurzer Beführung umgingen.

Um festzustellen, ob *P. r.*-♀♀ bei Abwesenheit von Hilfsameisen aktiv Nahrung aufnehmen können, wurden 2 mal 20 ♀♀ zu je einem Uhrgläschen mit radioaktiver Honiglösung gesetzt und nach 20 Stunden mit dem Strahlenmeßgerät überprüft. Da angenommen wurde, daß die äußere Verschmutzung größer sein würde als bei *Formica*-Futterholerinnen, wurden die Tiere nicht nur wie sonst einem „Fußbad“ (Aussetzen auf mit Aqua dest. reichlich angefeuchtetem Filtrierpapier) unterzogen, sondern mehrere Minuten lang in wiederholt erneuertem, mit „REI“ entspanntem Wasser geschwenkt.

Auffallenderweise hatten sämtliche *P. r.*-♀♀ Ra.-Honig aufgenommen, in Mengen, die etwa dem Quantum gefütterter Tiere nach 20 Stunden Verteilungszeit entsprachen. Einzelne ♀♀ hatten jedoch ziemlich hohe Impulszahlen; bei der ersten Gruppe zwei Tiere über 500 Imp/min, bei der zweiten Gruppe ein Exemplar fast 2 000 Imp/min. Das sind Werte, die auch von manchen *Formica*-♀♀ bei Direktfütterung nicht überboten wurden. Um sicher zu gehen, daß die *P. r.*-♀♀ den Honig auch tatsächlich gefressen hatten, wurden den 20 Tieren des zweiten Versuchs Teile des Darmes (nach Möglichkeit Kropf und Mitteldarm) herauspräpariert und auf Ra.-Aktivität hin überprüft. Bei 17 von 20 *P. r.*-♀♀ waren deutliche Aktivitäten zu verzeichnen (9 bis 95 Imp/min über dem Nullwert), bei 3 Tieren waren sie undeutlich (1, 4, und 6 Imp/min).

Die Versuche machen es also sehr wahrscheinlich, daß *P. r.*-♀♀ flüssige Nahrung direkt aufnehmen können, wenn sie ihnen lange genug und leicht zugänglich (s. o. : Nahrungsaufnahme bei Berührung der Mundwerkzeuge) vorgesetzt wird. Die aufgenommenen Mengen sind aber nur in Einzelfällen so groß wie die von Ameisenarten ohne sozialparasitische Lebensweise.

C. — Versuche zum Verhalten beim Puppentransport.

Bei den Puppenraubzügen der *P. r.*-♀♀ (s. Einleitung) bringt in der Regel jede ♀ eine Puppe zwischen den Mandibeln in das eigene Nest mit (Beobachtungen mehrerer Autoren und eigene Beobachtungen.) In Kunstnestern konnte ich jedoch nie sehen, daß *P. r.*-♀♀ Puppen aufgenommen hatten. Es müssen also ganz bestimmte Faktoren sein, die das Ergreifen der Puppen auslösen. WASMANN (1915) beschreibt einen Versuch, bei dem er *Serviformica*-Puppen über einem *P. r.*-Nest ausschüttete. Die *P. r.*-♀♀ liefen daraufhin zwar aufgeregt hin und her, nur ganz wenige ergriffen jedoch eine Puppe und trugen sie ins Nestinnere. Der Puppenraubzug besteht wahrscheinlich aus einer Reaktionskette, bei der kein Glied fehlen darf, wenn er normal verlaufen soll. Um der Lösung solcher Fragen etwas näher zu kommen, wurde folgende Versuchsreihe durchgeführt.

Glasringe von 10 cm Ø wurden auf feuchtes Filtrierpapier aufgesetzt und darauf 5 Puppen und 5 Klebewachsattrappen der gleichen Größe regelmäßig verteilt. Dann wurden 10 ♀♀ von *P. r.* oder *R. s.* zugesetzt und im Verlauf einer halben Stunde jeder Transport einer Puppe oder Atrappe notiert. Das zahlenmäßige Ergebnis zeigt Tab. IV.

TAB. IV. — TRANSPORT VON PUPPEN UND ATRAPPEN DURCH *P. r.*- UND *R. s.*-♀♀.

ART.	ZAHL DER VER- SUCHE.	ZAHL DER ♀♀.	PUPPEN, AUSGE- LEGT.	ATRAP- PEN, AUSGE- LEGT.	PUPPEN- TRANSPOR- TE.	ATRAP- PEN- TRANSPOR- TE.	TRANSPOR- TE INS- GESAMT.
<i>P. r.</i>	10	100	50	50	17	30	47
<i>R. s.</i>	10	100	50	50	81	23	104

Die Versuche wurden angeregt durch eine Arbeit von KLOFT (1954) über Insektizide und soziale Verhaltensweisen von Ameisen.

Die *R. s.*-♀♀ transportierten also 3 1/2 mal so viele Puppen wie Atrappen und letztere in der Regel nur in den ersten 3 bis 5 Minuten des betr. Versuches, wenn die Tiere noch ziemlich aufgeregt waren.

Außerdem lassen sich bei ihnen zwei wesentliche Faktoren beim Puppentransport beobachten :

1° Die Puppen werden an einer der Lichtquelle abgewandten Stelle abgelegt (in 8 von 10 Versuchen).

2° Die Puppen werden zu einem Häufchen zusammengetragen (in 8 von 10 Versuchen).

Man kann also hier von einer Puppensammelreaktion sprechen.

Bei den *P. r.*-♀♀ dagegen, die weniger als halb so viele Transporte durchführten wie *R. s.*-♀♀, überwiegt die Anzahl der Atrappentransporte und zwar werden fast doppelt so viele Atrappen transportiert wie Puppen. In keinem Falle wurden Puppen oder Atrappen zu einem Häufchen zusammengetragen oder an die dem Licht abgewandte Seite der Versuchsanordnung gebracht. Es läßt sich somit nur eine Transportreaktion, keine Puppensammelreaktion feststellen.

D. — Zusammenfassung.

Es wurde versucht, bei einigen Verhaltensweisen quantitative Ergebnisse über den Grad der sozialparasitischen Degeneration bzw. Veränderung bei *P. r.* im Vergleich mit *R. s.* zu erhalten. Es zeigte sich, daß eine Erkennung des Futters (Honig) mit den Antennen bei *P. r.* durchaus

möglich ist, aber nur in wenigen Fällen zu aktiver Nahrungsaufnahme führt. Die Degeneration ist hier offensichtlich weit fortgeschritten, hat aber ihren Endzustand wahrscheinlich noch nicht erreicht. Das gleiche gilt für die selbständige Aufnahme flüssiger Nahrung, die bei den meisten *P. r.*-♀♀ eindeutig festgestellt werden konnte, eine für die Dauer ausreichende Ernährung jedoch nicht gewährleistet, wie von der Haltung von *P. r.* in Kunstnestern bekannt ist. Ganz eindeutig lassen die Versuche mit dem radioaktiv markierten Honig die Degeneration des Futterverteilungsverhaltens erkennen. Aber auch diese ist nicht vollständig: immer wieder einmal kann man eine Futterweitergabe zwischen zwei *P. r.*-♀♀ beobachten. Bei Puppenraubzügen, an denen nur vereinzelt Hilfsameisen beteiligt sind, sind solche Fütterungen relativ häufig (mündl. Mitteilung KÖHLER).

Eigenartig ist das Verhalten der *P. r.*-♀♀ bei dem Umgang mit (art-eigenen) Puppen. Während sie in den Versuchen die Puppen viel weniger häufig und weniger sorgfältig transportierten als es die *R. s.*-♀♀ mit ihren Puppen taten, gehen sie bei den Puppenraubzügen gerade darauf aus, eine Puppe zu erbeuten und vorsichtig ins eigene Nest zu tragen. Nach KÖHLER (mündl. Mitt.) lassen etwa 20 % der von Raubzügen heimkehrenden ♀♀ ihre Puppen bereits am Rande des Nestareals oder unmittelbar vor den Eingängen liegen, wo sie von Hilfsameisen sofort aufgenommen und ins Nestinnere gebracht werden. Das Puppensammelverhalten klingt also zumindest bei einem Teil der *P. r.*-♀♀ gleich nach der Beendigung des Raubzuges ab. Ursachen und Gesetzmäßigkeiten dieses Wechsels von Verhaltensweisen aufzuklären dürfte noch eine dankbare Aufgabe sein.

Im zweiten Teil der Arbeit sollen histologische Befunde aufgezeigt und ihre mögliche oder wahrscheinliche Beziehung zum Sozialparasitismus diskutiert werden.

Résumé.

On a essayé d'obtenir des résultats quantitatifs quant au degré de la dégénérescence de Parasitisme social dans différents comportements chez la fourmi *Polyergus rufescens* Latr. comparée avec *Raptiformica sanguinea* Latr.

86,9 % des ouvrières *Pol. ruf.* ne montraient aucune réaction quand leurs antennes furent touchées avec des petites gouttes de miel présentées sur des capillaires de verre, 79,3 % des ouvrières *Rapt. sang.* se tournaient vers la goutte pour sucer, et seulement 20,7 % d'entre elles ne montraient aucune réaction. Il est possible que la plupart des ouvrières *Pol. ruf.* reconnussent le miel comme nourriture, mais s'abstenaient dans la plupart des cas d'en prendre activement: un signe de dégénérescence qui n'a probablement pas encore touché à sa phase finale.

Des expériences avec une nourriture de miel contenant un supplément de P_{32} montrent qu'une absorption indépendante de nourriture chez les

Pol. ruf. est possible, mais qu'elle n'est pas suffisante pour un entretien complet.

Dans des expériences d'alimentation avec des porteuses de nourriture, les ouvrières *Pol. ruf.* se chargeaient de beaucoup moins de miel que les ouvrières *Rapt. sang.* n'en prenaient de leurs porteuses de nourriture. (Les quantités de nourriture pouvaient être fixées assez exactement en mesurant la radio-activité.) Cela montre que la trophallaxie (distribution de nourriture et d'autres substances dans une colonie) chez les *Pol. ruf.* n'existe qu'à un degré insignifiant. Les ouvrières de cette espèce sont en général les points finaux de la trophallaxie.

Bien que les ouvrières *Pol. ruf.* apportent de grandes quantités d'« aide- » pupes-fourmis à leurs colonies en faisant leurs invasions, on n'a pas encore observé qu'elles transportent des pupes aussi à l'intérieur de leurs nids. Dans des expériences, elles prirent plus de leurres que de pupes. Les ouvrières *Rapt. sang.*, dans les mêmes expériences, transportaient beaucoup plus de pupes que de leurres. Elles les entassèrent en piles situées dans des lieux sombres si possible. Les ouvrières *Pol. ruf.* ne forment pas de petits tas et ne portent pas les pupes dans des places sombres.

Une deuxième partie de cette œuvre informera des résultats histologiques chez les *Pol. ruf.* et les *Rapt. sang.*, et montrera des relations possibles avec le parasitisme social.

Summary.

It was tried to obtain quantitative results concerning the degree of social-parasitic degeneration or change in some kinds of behaviour of the ant *Polyergus rufescens* Latr. compared with *Raptiformica sanguinea* Latr.

86,9 % of the examined *Pol. ruf.* workers showed no reaction, when their antennae were touched with little honey-drops, hanging on glass-capillars, while 79,3 % of *Rapt. sang.* workers turned to the drop in order to sip and only 20,7 % showed no reaction. It is possible that the *Polyergus* workers recognized the honey-drops as food, but no active food-resorption took place in most cases: a sign of degeneration which probably is not yet in final stage.

Experiments with honey food with P³²-tracer show that an independent eating in *Pol. ruf.* is possible, but does not suffice for complete nutrition.

In feeding-trials with food-bearers *Pol. ruf.* take over far less honey than *Rapt. sang.* take over from their food-bearers. (The food quantities could be found out rather exactly by testing the radioactivity.) This shows that the trophallaxis (distribution of food and other substances in a colony) is on a very low degree in *Pol. ruf.* Workers of this species are in general the end stations of trophallaxis.

Though *Pol. ruf.* workers in raids transport a lot of "aid"-ant-pupae to their own colonies, they were not yet seen to transport them within their nests. In experiments they picked up more dummies than pupae. *Rapt.*

sang. workers transported in the same experiments by far more pupae than dummies. They put them together to piles which were situated on dark places. *Pol. ruf.* workers neither piled up the pupae nor carried them into the dark.

In a second part of this work histological results of *Pol. ruf.* and *Rapt. sang.* will be given and possible relation to social parasitism will be shown.

LITERATUR

- ADLERZ (G.) (1886). — Myrmecologiska studier. Bihang till K. (Svenska Vet. Akad. Handlingar, **11**, Nr. 18).
- FOREL (A.) (1920). — *Les Fourmis de la Suisse*. 2. Aufl. Le Flambeau, La Chaux-de-Fonds, 1920.
- GÖSSWALD (K.) (1934). — Die Grundzüge der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Ameisenparasitismus (*Entom. Beihefte*, Berlin, **1**).
- GÖSSWALD (K.) (1938). — Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von *Lasius umbratus mixtus* (*Z. wiss. Zool.*, **151**, 101-148).
- GÖSSWALD (K.) und KLOFT (W.) (1956). — Untersuchungen über die Verteilung von radioaktiv markiertem Futter im Volk der Kleinen Roten Waldameise (*Formica rufopratensis minor*) (*Waldhygiene*, **1**, 200-202).
- WASMANN (E.) (1915). — *Das Gesellschaftsleben der Ameisen*. Münster i. W.
-

TEMPERATURUNABHÄNGIGE RHYTHMISCHE
ERSCHEINUNGEN BEI ROSSAMEISENKOLONIEN
(*CAMPONOTUS LIGNIPERDA* LATR. UND
CAMPONOTUS HERCULEANUS L.). (HYM. FORM.)

von

Bert HOELLDÖBLER

(Institut für Angewandte Zoologie, Universität Würzburg.)

INHALT

I

1. Einführung.
2. Haltung der Roßameisenkolonien im Laboratorium.

II

1. Abdichten des Nestes.
2. Bildung der Wintertraube.
3. Ruhelarven Diapause.

III

Zusammenfassung.
Summary.
Résumé.
Literatur.

I

1^o Einführung.

„Nicht bei allen Insekten schreitet die Entwicklung gleichmäßig fort. Bei manchen ist sie durch einen eigenartigen Stillstand der Lebensäußerungen, verbunden mit stockender Differenzierung und geringstem Wachstum unterbrochen. Man bezeichnet diesen Zustand als Diapause. Die Diapause ist ursprünglich wohl stets die Folge ungünstiger Umweltbedingungen, welche allmählich zu einem erblichen Rhythmus geführt haben“ (Pflugfelder).

Die Ueberwinterung vieler Ameisenarten beschreibt Eidmann (1942). Sowohl *Camponotus ligniperda* als auch *Camponotus herculeanus* verschließen bei Beginn der kalten Jahreszeit ihre Nesteingänge und dichten

das Nest gegen die Außenwelt ab. Eidmann stellte sich die Frage, ob bei der nordischen Art *Camponotus herculeanus* diese Vorbereitungen zur Ueberwinterung „lediglich klimatisch bedingt sind, also mit anderen Worten, durch das Sinken der Temperatur im Herbst ausgelöst werden, oder ob dieselben auch bei gleichbleibender Wärme, etwa als Betätigung erblich fixierter Reaktionsrhythmen ausgeführt werden.“ Eidmann hielt seine Versuchskolonien bei 18—20° C. Bei Eintritt der kalten Jahreszeit im Spätherbst (November) verschlossen sämtliche Kolonien ihre Nester. Eidmann folgerte: „Man kann aus diesen Ergebnissen den Schluß ziehen, daß bei *Camponotus herculeanus* der Nestverschluß unabhängig von der Außentemperatur im Herbst zur gleichen Zeit wie im Freiland ausgeführt wird, daß es sich hier also um die Betätigung eines erblich fixierten Reaktionsrhythmus handeln muß.“ Während meiner Laboratoriumsversuche an *Camponotus* konnte ich weitere Reaktionsrhythmen bei *Camponotus herculeanus* und *Camponotus ligniperda* beobachten.

2° Haltung der Rossameisenkolonien im Laboratorium.

Die Roßameisen (*Camponotus ligniperda* und *Camponotus herculeanus*) benützen mindestens zum Teil als Nestmaterial Holz. So wurde K. Hölldobler (1951) veranlasst für seine *Camponotus herculeanus*-Beobachtungen Holznester zu konstruieren. Er beschreibt es folgendermaßen: „In ein altes glattgehobeltes Kiefern Brett (25 cm : 12 cm) wurden 8 Kammern gesägt und durch Gänge verbunden. Zu einer Kammer wurde ein Zuführungsglasrohr eingegipst. Boden und Decke bildeten Glasplatten, die durch zwei Metallklammern angepreßt wurden. Zu einigen Kammern führten von außen feine Bohrlöcher, durch die ich mit einer Rekordspritze Wasser geben konnte.“

Versuche zeigten, daß zur Haltung von Roßameisen im Laboratorium Holznester günstiger sind als Gipsnester. Meine Nester baute ich nach dem Schema von K. Hölldobler, veränderte sie jedoch für meine Zwecke. Ich brauchte ebenfalls Kiefernholz, denn dieses Holz wird auch in der Natur von der Roßameise bevorzugt. Als Nestgröße wählte ich 20 cm/25 cm/2 cm. Wurde ein Nest für eine Kolonie zu klein, so wurden mehrere Nester hintereinander geschaltet. Das Kammersystem wurde so konstruiert, daß eine mittlere rechteckige Hauptkammer von runden Nebenkammern umgeben wird. Sämtliche Kammern sind durch Gänge verbunden. In jede runde Randkammer führt eine kleine Wässerungsöffnung, die ebenfalls der Luftzirkulation dient. Nach allen 4 Seiten sind Röhrchen als Ausführgänge eingebaut, die mit Gummipfropfen verschlossen werden können. Diese Röhrchen dienen gleichzeitig dem Einführen von Thermometern. Das ganze Nest ist von einem Blechrahmen fest umgeben, um ein Durchnagen der Ameisen zu verhindern. Als Deck- und Bodenplatten dienen Glasplatten, die mit zwei Einmachgummiringen an das Nest gepresst werden. Dieses Nest wird stets dunkel gehalten. Eines der Ausführröhrchen führt in ein 30 cm : 25 cm großes Terrarium mit Gipsboden. Hier wird gefüttert und die Ameisen lagern hier ihren Abfall ab. Als Futter werden Honigwasser und kleingeschnittene Tenebriolarven verwendet. Es erwies sich aber als sehr vorteilhaft, hin und wieder auch lebende Insekten oder Insektenlarven (z. B. Käfer, Ohrwürmer, Fliegen oder irgendwelche Schmetterlingsraupen) zu füttern; die Ameisen bleiben dadurch lebhafter, außerdem erreicht man einen Futterwechsel, was sich besonders günstig auf die Kolonie auswirkt.

Die Nester wurden mit einer Infrarotlampe bestrahlt.

II

1° Abdichten des Nestes.

Anschließend an die Beobachtungen von Eidmann sei zunächst erwähnt, daß eine kleine *Camponotus herculeanus*-Kolonie, die ich aus Finnland mitbrachte und die ich bei $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ hielt, bereits Mitte Oktober das Nest abdichtete. Um so auffälliger war es für mich, daß keine meiner *Camponotus ligniperda* Kolonien ihre Nester abdichtete, obwohl ihnen



Abb. 1. — Abgedichtetes Naturnest von *Camponotus ligniperda*. Deutlich ist der Abdichtungsring auf der aufgedeckten Steinplatte zu erkennen.

genügend Abdichtungsmaterial zur Verfügung stand. Es mag hier schon eine gewisse Anpassung von *Camponotus ligniperda* an das gemäßigte Klima vorliegen, wenngleich die Naturnester zur Winterzeit abgedichtet werden (Abb. 1). Eidmann betont, daß *Camponotus herculeanus* im Winter auch im geheizten Zimmer keine Nahrung aufnimmt. Ein Teil der Arbeiter füllt sich kurz vor der Ueberwinterung den Kropf mit Nahrungssaft voll. „Diese Nahrungsreserven scheinen vor allem für die erste Zeit nach der Ueberwinterung bestimmt zu sein, in der die Nahrungsquellen der Außenwelt noch spärlich fließen, andererseits aber die erhöhte Temperatur schon einen gesteigerten Stoffwechsel und damit einen erhöhten Nahrungsbedarf bedingt. Auch hier dürfte die Aufzucht der überwinteren Larven im Frühjahr besonders hohe Anforderungen in dieser Beziehung stellen.“

Bei den in der Wärme gehaltenen *Camponotus herculeanus* Kolonien sind die sozialen Reserven in den Kröpfen der Arbeiter schnell aufgebraucht. Dennoch wird die Abdichtung nicht aufgebrochen und die Futterarena besucht, sondern ein Teil der Brut wird verzehrt (Eidmann).

Auch hierin liegt ein bemerkenswerter Unterschied zu *Camponotus ligniperda*. Der Besuch der Futterarena geht zwar auch bei den Wärmekolo-

nien (24° C-26° C) während der Winterzeit zurück, doch wird stets Futter aufgenommen. Ein mässiges Verzehren von Brut konnte ich erst zur Anfütterungszeit beobachten.

2° Bildung der Wintertraube.

Eingehend beschreibt Eidmann (1942) die Bildung von Ueberwinterungstrauben bei *Camponotus herculeanus*.

„Sank die Temperatur im Beobachtungsnest auf + 8° C, so setzte die Konzentration zur Ueberwinterungsrue ein, d. h. das ganze Ameisenvolk, scharte sich um die Königin als Mittelpunkt zu einem dichten Klumpen. Die Königin ist sozusagen das Kristallisationszentrum der Ueberwinterungs-



Abb. 2. — Wintertraube einer bei 24° C gehaltenen *Camponotus ligniperda* Kolonie.

traube“... „Mit zunehmender Kälte zieht sich die Ueberwinterungstraube immer mehr bis zur äußersten Möglichkeit zusammen. Auch die Brut ist im Zentrum des Ameisenklumpens eingeschlossen.“

Durch Zeichnungsversuche stellte Eidmann fest, daß der Königin am nächsten die Brutpfleger gruppiert sind, nach außen schließen sich die Bauarbeiter an, in der äußersten Schicht finden sich schließlich die Wächter, „die sich als letzte der Ueberwinterungstraube zugesellen, wenn diese bereits gebildet ist, und die sie auch als erste wieder verlassen, um ihren Wachdienst am Nestausgang aufzunehmen.“

Eidmann gibt weiterhin an : „Beim Ansteigen der Temperatur über 5° lösten sich in der Regel als erste die Wächter aus der Ueberwinterungstraube und gingen in die Vorkammer, bei 8° begann die ganze Traube sich aufzulösen und bei 9° saßen die Ameisen zerstreut im Nest herum, wenn auch eine größere Ansammlung meist noch in der Umgebung der Königin zu sehen war. Noch höhere Temperaturgrade führten zur Aufnahme der normalen Tätigkeit im Nest.“

Nach Eidmann liegt also die untere Aktivitätsgrenze von *Camponotus herculeanus* bei $+ 8^{\circ} \text{C}$.

Auch für *Camponotus ligniperda* konnte ich eine untere Aktivitätsgrenze von 8°C bis 10°C ermitteln.

Die strenge Ueberwinterungstraube ist auch bei *Camponotus ligniperda* temperaturbedingt, dennoch herrscht nach meinen Beobachtungen zur Winterzeit bei Wärmekolonien (24°C - 26°C) eine gewisse Traubenbildung vor. Hier besteht also ein Unterschied zu den Eidmannschen Beobachtungen.

Hier läßt sich recht gut eine Arbeitsteilung erkennen, denn weder die Wächterameisen sind dieser Traube angeschlossen noch die Futterholerinnen und Außendienstameisen. Doch der große Schwarm der Brutpflegerinnen ist um die Königin und um die Brut geschart (Abb. 2).

Diese bei ca. 25°C gebildete Traube ist zweifellos nicht so kompakt wie die Ueberwinterungstraube in der Kältestarre (es findet ja auch ein Futteraustausch unter den Ameisen statt), jedoch stellt die Bildung einer solchen Traube ebenfalls einen „Reaktionsrhythmus“ dar. Ein ähnliches Verhalten konnte ich auch bei einer kleinen *Camponotus herculeanus*-Kolonie beobachten.

3° Ruhelarven Diapause.

Ueber das frühe Auftreten von verschiedenen großen Larven bei *Camponotus ligniperda* und *Camponotus herculeanus* kurz nach der Ueberwinterung wurden sich die Myrmekologen lange nicht klar. So meinen Forel und später Eidmann, daß sich die Eiablage über den ganzen Sommer hin erstreckt, so dass man später Eier, Larven aller Größen und Kokons nebeneinander vorfinden kann. 1928 vermutet Eidmann, daß zumindest ein Teil der Larven überwintert haben könnte, später wurde von Gößwald (1932) diese Vermutung bestätigt :

„Eine Vermutung von Eidmann (1926), daß es sich bei den 7 bis 8 mm langen Larven, welche er im April in *Camponotus Nestern* fand, um Tiere handelt, die im Nest überwintert haben, deckt sich mit meinen Beobachtungen. Ich fand im August 1930 in 40 *Camponotus Nestern* eine Unmenge frischer Eiklumpen und junger Larven, die bis zum September zum großen Teil schon eine Länge von 7 mm erreicht hatten und in diesem Stadium überwinterten. Zu derselben Zeit befanden sich noch in manchen Nestern eine Unzahl von Larven und Puppen in verschiedenen Größen“ (Gößwald, 1932).

Ueber den zeitlichen Wechsel der einzelnen Entwicklungsstadien innerhalb der Kolonie bestand jedoch immer noch Unklarheit.

Erst 1951 weist Hölldobler K. deutlich auf das Ruhelarvenstadium innerhalb der Kolonie von *Camponotus herculeanus* hin : „Die aus den Eiern eines Roßameisenweibchens schlüpfenden Larven werden zunächst kurz „angepflegt“. Sie sind dann kleine, recht dicht behaarte Lärvchen,

die durch ihre Hackenhaare leicht zu Paketen zu vereinigen sind. Diesem Larvenstadium kommt bei den Roßameisen eine besondere Bedeutung zu. Die Larven können in diesem Stadium sehr lange ruhen. Je nach der Ernährungslage des Volkes wird eine größere oder kleinere Zahl von Larven besonders hergenommen und in wenigen Tagen zur Spinnreife gebracht.“

Im allgemeinen kann man bei *Camponotus ligniperda* sowohl in Naturnestern, als auch in Formikarkolonien zwei Gelege unterscheiden, eines im Frühjahr und eines im Spätsommer, bzw. Frühherbst. Das zweite Gelege (Herbst) wird zum geringen Teil noch bis zur Imago aufgezogen, der größte Teil jedoch überwintert im Ruhelarvenstadium.

Wichtig erscheint mir also, daß auch bei *Camponotus ligniperda* nur das bestimmte, schon beschriebene Ruhelarvenstadium überwintert. Die von Gößwald K. (1932) im September beobachteten 7 mm langen Larven werden vor der Ueberwinterung noch zur Verwandlung gebracht oder gefressen. Sie überwintern nicht in dem angeführten Stadium.

Das zeigen auch eingehende Formikarversuche.

Drei Kolonien von je 300 Arbeiterinnen und je einer Königin wurden unter verschiedenen Temperaturverhältnissen gehalten.

Kolonie A : Den Verhältnissen in der Natur entsprechend : Zimmertemperatur ca. 20° C, Kältepause 3°—4° C.

Kolonie B : Durchgehend 24°—26° C.

Kolonie C : Durchgehend 24°—26° C.

Die drei Kolonien hielten gleichmäßig eine entsprechende Winterruhepause mit Ruhelarven ein.

Im Gegensatz zu Kolonie A, wo die Ruhelarven eingerollt waren und zu größeren Paketen im Zentrum der Ueberwinterungstraube lagen, waren die Ruhelarven in Kolonie B und C gestreckt und locker am Rande der Ueberwinterungstraube gruppiert. Der unterschiedliche Zustand der Ruhelarven bei verschiedenen Temperaturstufen entspricht also genau den Verhältnissen der Koloniegründungsversuche über die in einer weiteren Arbeit berichtet werden soll. Bei den Wärmekolonien lassen sich im Verlauf der Winterpause unter den gestreckten Ruhelarven sehr geringe Größenunterschiede feststellen.

Im weiteren Verlauf der Versuche werden nun die Fütterungsverhältnisse der Ruhelarven in Wärme- und Kältekolonien während der Winterruhe untersucht.

Die Versuche wurden mit Radioisotopen (P 32 markiertes Honigwasser) nach den Methoden von Gößwald K. und Kloft W. (1956, 1958, 1959, 1960) durchgeführt.

In den Monaten Dezember Januar, Februar wurden je zwei Versuchsgruppen angesetzt.

Eine Versuchsgruppe bestand aus ca. 20 Ruhelärchen und fünf Arbeiterinnen, wobei stets 1—2 Arbeiterinnen aus dem Futterterrarium, die übrigen Arbeiterinnen aus dem Holznest entnommen wurden.

Nach einer 3—4 tägigen Hungerzeit wurden die Arbeiterinnen mit der aktiven Futterlösung gefüttert. Erst nachdem die Futterlösung entfernt

war, die Ameisen im Badeverfahren gereinigt waren und die Impulszahl /min bestimmt war, wurden die Ruhelarven zugesetzt, die ebenfalls 3 Tage isoliert von Arbeiterinnen waren.

Folgende Tabelle zeigt nun die jeweiligen Gesamtimpulszahlen. Temperatur während der Futtersversuches : $23^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$.

Messung der Larven 3 Stunden nach der Zugabe zu den Arbeiterinnen. Von sämtlichen Impulsangaben ist der Nulleffekt abgezogen.

	Imp/min ♂.		Imp/min. Ruhelarven.	
Dezember	6 850	5 010	120	75
Januar	7 130	6 330	60	83
Februar	10 056	7 900	125	105

Paralell durchgeführte Futtersversuche mit Kältetieren bei 3°C — 4°C verliefen negativ. Einige kleinere Versuche, in denen Ruhelarven von Arbeiterinnen isoliert Temperaturen von 3°C — 4°C bis zu fünf Wochen ausgesetzt wurden zeigten, daß dieses Larvenstadium sehr resistent gegen Futtermangel und Kälte ist. Auch bei Zimmertemperatur zeigten die Ruhelarven bei Isolierung von Arbeiterinnen eine ungewöhnlich lange Lebenszeit. Isoliert man dagegen 4—7 mm große angefütterte Larven von Arbeiterinnen, so kann man bereits nach 3 Tagen am Hinterende Eintrocknung und Schrumpfung beobachten und in kurzer Zeit sind die Larven nicht mehr lebensfähig.

Es lässt sich also abschließend sagen :

1° Auch in Wärmekolonien (24°C — 26°C) wird wie unter natürlichen Verhältnissen eine Winterpause mit Ruhelarven eingehalten.

2° In Wärmekolonien erhalten die Ruhelarven ein gewisses Erhaltungsfutter. Hieraus ist sicher auch der aufgerollte Zustand der Ruhelarven bei höheren Temperaturen zu erklären.

3° Unter natürlichen Verhältnissen scheinen die stark eingerollten Ruhelarven während der Winterpause keine Nahrung zu erhalten.

4° Die Ruhelarven sind bedeutend widerstandsfähiger als größere angefütterte Larven. Eine Ueberwinterung größerer angefütteter Larven erscheint kaum möglich.

Aus den Beobachtungen ist zu ersehen, daß die Larven in der Natur ungefähr Ende März allmählich angefüttert werden. Die Wärmekolonien (24°C — 26°C) im Formicar beginnen mit der Anfüttierung bereits Februar-März. Einige Larven zeigen ein extrem starkes Wachstum, und bereits nach 12 Tagen kann man im Nest erstaunliche Größenunterschiede gleichaltriger Larven (Abb. 3) sehen. Sobald sich in der Natur die warmen

Tage mehrten, sind auch in den Naturnestern diese verschiedenen Larvenstadien zu beobachten. Es ist also nicht so, wie Eidmann annahm, daß nur diese im Frühjahr zu beobachtenden größeren Larven überwintert haben und die kleinen Ruhelarven einem frühen Gelege entstammen.



ABB. 3. — Gleichaltrige *Camponotus ligniperda* Larven 12 Tage nach Beginn der extremen Anfütterung. Während einige Larven schon stark gewachsen sind, sind innen noch Ruhelarvenpakete zu sehen.

Ebenso trifft die Vermutung nicht zu, daß diese größeren Larven in dieser Größe überwintert haben und die Geschlechtstierbrut darstellen.

Auch in der Eiablage halten die Wärmekolonien ungefähr den natürlichen Rhythmus ein. In größeren Formicarien kann man wie in der Natur ein Frühjahrsgelege und ein Frühherbstgelege beobachten.

Während noch mittelgroße angefütterte Ueberwinterungslarven vorhanden sind, schlüpfen die Lärchen der Frühjahrsgelege. Auch diese Larven werden sukzessive zur Verwandlung gebracht. Es ist also ab Mitte Juni ein stetiges Schlüpfen von Jungarbeiterinnen zu beobachten. Dieses temperaturunabhängige rhythmische Verhalten bei *Camponotus ligniperda* ist auch bei jungen Geschlechtstieren und bei Koloniegründungen zu beobachten. Hierüber soll jedoch ausführlicher in einer eigenen umfassenden Arbeit über die Koloniegründung von *Camponotus ligniperda* berichtet werden.

III

Zusammenfassung.

Es konnten bei *Camponotus ligniperda* und *Camponotus herculeanus* einige temperaturunabhängige rhythmische Erscheinungen beobachtet werden, über die in vorliegender Arbeit berichtet wurde.

1° Das Abdichten des Nestes ist bei *Camponotus herculeanus* auch bei höheren Temperaturen während der Winterzeit zu beobachten (Eidmann, 1942), bei *Camponotus ligniperda* nicht.

2° *Camponotus ligniperda* und *Camponotus herculeanus* bilden während der Winterszeit auch bei höheren Temperaturen eine Wintertraube.

3° Das Ruhelarvenstadium wird auch bei höheren Temperaturen eingehalten, dieses Larvenstadium ist sehr kälteresistent. Es erhält bei höheren Temperaturen Erhaltungsfutter.

Summary.

Certain rhythmical phenomena, independant of temperature, which have been described in this report, were observed with *Camponotus ligniperda* and *Camponotus herculeanus*.

1° One can find the plugging and the packing of the nest during winter-time, even at higher temperatures, with *Camponotus herculeanus*, but not which *Camponotus ligniperda*.

2° *Camponotus ligniperda* and *Camponotus herculeanus* form a cluster during winter-time, even at higher temperatures.

3° The state of rest in the larval stage is kept, even at higher temperatures; this larval stage is very resistant to cold. The larvae receive only little food at higher temperatures.

Résumé.

Ce travail traite de quelques phénomènes rythmiques, indépendants de la température, observables chez les *Camponotus ligniperda* et les *Camponotus herculeanus*.

1° Pendant l'hiver, les *Camponotus herculeanus* bouchent leur nid, même à des températures élevées (+ 26°). Les *Camponotus ligniperda* ne le font pas.

2° Pendant l'hiver, les *Camponotus ligniperda* et les *Camponotus herculeanus* forment des grappes, même à des températures élevées.

3° La diapause des larves est observée, même à des températures élevées. Ces larves sont très résistantes au froid. Elles reçoivent peu de nourriture à des températures élevées.

LITERATURVERZEICHNIS.

- EIDMANN (H.). — Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise (*Camponotus herculeanus*) (*Z. angew. Ent.*, **14**). 1928.
EIDMANN (H.). — Die Ueberwinterung von Ameisen (*Z. Morph. u. Oek. Tiere*, **39**), 1942.

- GÖSSWALD (K.). — Oekologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes (*Z. wiss. Zoologie*, **142**). 1932. — Einblick in das Staatenleben der Insekten auf Grund von radiobiologischen Studien (*Natur und Volk*, **89**). 1959.
- GÖSSWALD (K.) und KLOFT (W.). — Radioaktive Isotope zur Erforschung des Staatenlebens der Insekten (*Umschau*, 743-745). 1958. — Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radioisotopen (*Zool. Beiträge*, **5**). 1960.
- HÖLLDOBLER (K.). — Ueber eine Milbenschädigung der Roßameise (*Camponotus herculeanus*), die durch eine Fehlreaktion des Wirtes wirksam wird (*Z. angew. Entomol.*, **33**). 1951.
- PFLUGFELDER (O.). — *Entwicklungsphysiologie der Insekten*, Leipzig. 1952.
-

MATERIAL ON SEXUAL BIOLOGY OF THE ANT *FORMICA RUFA* L.

by

P. I. MARIKOVSKY

(State University of Tomsk, USSR.)

On the territory of its wide range the ant *Formica rufa* L. manifests diverse and often drastically expressed peculiarities of biology, a portion of which is not connected with intraspecific taxonomic categories. Variations of the mode of life can be observed in one locality. To a certain extent this mirrors a considerable plasticity of the behaviour of this ant. In the paper presented which is a fragment of a monography prepared for press some features of sexual biology of this ant are put forth. Many year, multisided observations carried out on the biology of this species in different regions of West Siberia, mountainous forests of the Tien-Shan, Altai and East Sayany served as the material for this paper.

Sexual biology of *Formica rufa* is characterized by an asynchronous flight despite the fact that each winged specimen terminates its flight in a relatively short time. Ruzsky (1905) was the first who called attention to this fact for the territory of the USSR and he was then followed by many other authors. For example, in the vicinity of the town of Tomsk (West Siberia), the flight begins in the first half of May and terminates in the end-July, i.e. it proceeds for almost 2,5 months. It turned out that in some ant-colonies workers are intensively warming the female with the onset of warm spring days taking these females out of deep underground galleries. Subsequent intensive warming of the eggs, larvae and pupae combined with abundant feeding leads to the fact that, the weather being fine, the development of winged generation and their taking wing can be terminated two decades after the wakening up of the colony under the conditions of a rather cold climate (e.g., in the vicinity of Tomsk). Along with this, in other colonies of West Siberia, the upbringing of winged specimens proceeds a long time. The ants dwelling in mountainous forests of the Tien-Shan terminate the eclosion and taking wing of winged specimens almost simultaneously, due to which the mating flight is there always of mass character.

According to our observations, the older is the ant-hill when not shaded by trees, the earlier proceeds the upbringing and taking wing. It seems that the experience of upbringing transferred by imitation is of considerable importance in early taking wing by winged specimens. But there exists an exception to this rule: some very old depressing ant-colonies begin to delay the upbringing of winged specimens.

The period of oviposition terminated, the female are carried into lower hibernation and cool galleries where they stay for the remaining summer. Systematic diggings of ant-hills during the active period of their life prove the above mentioned fact. It seems that by this way sexual production of producing females is regulated to a certain extent.

Prior to taking wing by winged specimens, workers hastily widen existing entries. Usually winged ants come to the surface of the ant-hill and fly away on a warm day. The inhabitants of the ant-hill are very excited at this time. The younger the colony, the greater the excitation of workers. In old ant-hills, on the contrary, the flight away of winged specimens proceeds quietly, almost without interrupting the routine life.

In one relatively young ant-hill the author observed workers to perform peculiar mass rotatory movements during the flight away. They crawled to light through the exits located at the top of the ant-hill cone, went down it and disappeared through the entries located on the periphery at the base. The role of this procedure remains unsolved.

More often winged specimens come out readily, as soon as the exits are prepared. The longer lasted bad weather which delayed the flight away, the more simultaneously and more rapid crawl winged specimens to light. In some rare cases the workers themselves drag females and males, which are late in flying away, to light and, biting their legs, make them leave the colony. Along with this, a reverse picture can be observed if a fall of temperature takes place: workers gather at widened exists and, putting their heads into them, prevent winged specimens from going out, playing thus the role of a peculiar guard.

There are some features of behaviour and biology of *Formica rufa* which can be regarded as a measure for prevention of intrafamilial crossing. The instincts of winged specimens prevent intrafamilial crossing to a considerable degree. The ability to crossing, or rather the reflex to crossing appears in winged forms only when they come out and are exposed to solar radiation. It seems in this connection that copulation within the ant-colony is impossible. Besides, there are some other ways preventing the crossing within the same family: 1 — only males are upbrought in the colony (rarely); 2 — only females are upbrought in the colony (more often); 3 — both females and males are upbrought in the colony but they mature and fly away at a different time (most often); 4 — both males and females are upbrought in the colony and take wing simultaneously but their copulation at the colony cone is hindered (rarely).

In one of the ant-hills of the zone of fir forests of Terskey Ala-Tau (Tien-Shan) an interesting deviation from the above described scheme was observed by the author (MARIKOVSKY, 1956). The ants left winged forms to come out and, having driven them together to the illuminated area of the stump against which the ant-hill rested, did not leave them fly. The males and females lively copulated. The workers immediately took copulated females into the ant-hill and broke their wings. Many winged ants offered resistance to the attempts to retain them on the ant-

hill and had time to take off. This colony was young, growing and was evidently in need of females, covering its deficiency in them in this strange manner. The same colony readily took stray wingless females (queens) which had terminated their mating flight.

As mentioned earlier, mating flights of *Formica rufa* in West Siberia proceed very synchronously. Winged females here are sitting usually at a small height on end-branches of plants and waiting for the males to come. No mating aggregations are observed. A famous myrmecologist, FOREL (1874) also denies the presence of mating aggregations for this species.

Both males and females are able to undergo multiple copulations. If but one male is present near a female, a multiple copulation takes place. If several males fly together to one female, they concur for the female and strongly push each other aside.

The mating period of ants dwelling in mountainous forests of the Tien-Shan proceeds in quite another way. Here males and females ascend gorges with diurnal winds and accumulate in great swarms in the upper reaches of the gorges. Simultaneous flight away from the ant-hills contributes to the strengthened swarming. In mating aggregations many males concurring for a female are, as a rule, gathering round it. At this time the behaviour of females is very peculiar. As soon as the male begins to copulate, the female bites off his abdomen. Having lost the abdomen, the male easily takes off. The bitten off abdomen falls off the female almost at once. The phenomenon of mutilating males is so regular and widely distributed one that with the onset of the mating flight of *Formica rufa*, males without abdomen appear all over mountainous forests. Flying away in all direction such mutilated males are able to survive for two-three days. The females having terminated mating flight, descend with crepuscular winds blowing from the mountains. The cause of this peculiar behaviour of females seems to consist in the instinctive trend to polygamy by means of which the appearance of a diverse and viable progeny of workers is achieved later. Mutilation or annihilation of males after copulation is found in many invertebrates. As shown earlier on the venomous spider *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi) (MARIKOVSKY, 1956), the annihilation of males after copulation takes place if there are plenty of them around a female. If but one male is near the female, he is not destroyed. It turned out that similar behaviour is intrinsic to *Formica rufa* females dwelling in the Tien-Shan mountains.

The fate of the females after the mating flight is very diverse. Many stray females are destroyed by the workers of their own species. Hunting females, in particular in overcrowded localities, is often of mass character. In this connection there arises a clearly expressed paradox: on one side, winged females are carefully upbrought and left out into nature by the colonies, while on the other side, they are intensively destroyed.

In the Tien-Shan many *Formica rufa* females are destroyed by a close species *Formica pratensis* De-Geer their habitats being in close contact due to mosaic interlacing of steppe and forest landscapes.

The majority of females try to settle in an already existing ant-hill. A careful female, when approaching a colony usually guesses the attitude of workers towards stray females by the reaction of the first workers met and in the case of hostility does not attempt to enter the colony. As a rule all the workers respond to stray females in the same way: they either take them or drive them away or strictly destroy them. There are, however, exceptions to this rule as well. Sometimes the workers, having caught a female, strain it by her legs. Soon after this a group of workers gather around this female. They can take no active measures for a long time but then one of the ants decides the question: he either gives the female a droplet of the belched food and the female does not resist to be carried into the entries of the ant-hill, or he sputters acid into her mouth and thereafter she is destroyed and eaten up.

The workers of a young and strongly growing ant-hill readily take stray females. If there are enough females in the colony, new pretenders are not destroyed but gradually driven away: it seems that a certain time is required for the development of a negative response to stray females in such a community (1).

Once the author happened to observe an actual attack of a young colony by stray females. More than thirty of them gathered around it. The females tried hard to penetrate into the ant-hill. Excited workers actively defended their home from the invasion of females and tried to drive them away. The degree of persistence of females was different: some of them met with a rebuff continued to stray while others tried and tried again. The attack of the females ceased on the following day. This observation shows that females are able to find out the state of an ant-hill and its requirement in producing females by some insignificant features.

The phenomenon of escape of old females from an ant-hill which was found out by the author is of great interest. It usually takes place immediately after the onset of the flight of winged specimens. At this time, usually in a warm evening, the females come to the surface of the ant-hill and try to escape from it. As a rule, they are detained by the workers and groups of ants gather around these former. It should be noticed that no attention is paid to the females which come out of the ant-hill for a short walk, in particular during the period of active oviposition and eclosion, and which do not want to leave the ant-hill. How can the ants guess the intention of a female whether she comes out for a walk or tries to escape? The study of both kinds of females showed that those intending to travel possess reserves of acid necessary during their life out of the ant-hill. Perhaps these reserves of acid play a role in guessing the intentions of the females by workers.

The female trying to escape is usually carried back into the ant-hill. In

(1) If a portion of a colony the workers in which responded negatively to stray females due to an excess of their own ones is moved to a new place, while the nest of females is left, this reaction changes to the positive one, but no sooner than in 5-10 days.

this case the female does not defend herself from the workers but patiently waits to be released.

Some females fold their legs and lie huddled at the ant-hill surface. Gradually the attention of workers weakens and those of them who were holding her by the legs gradually let her free. As soon as the female feels herself free she jumps up and tries to escape again. She often succeeds in it. Hiding from the pursuit, the female proceeds in the manner usual for ants: she climbs grass-blades thus tangling her tracks and confusing her persecutors. Sometimes a female is caught five-six times before she succeeds in escaping, so that the process of release takes many hours.

It is interesting to note that if a female shows signs of resistance, some of the workers usually puts his abdomen to her mouth-parts and ejects a small but visible under large magnification droplet of acid (1). Thereafter the female gives up the attempts to escape and either goes into the ant-hill herself or allows the workers to carry her. It is very likely that the minute dose of the toxin stuns the female, deprives her of the resistance and of the intention to leave the ant-hill. In very rare cases nobody detains old wingless females in some ant-hills and they set out freely.

Sometimes the escape of females is of so mass a character that up to the females trying to leave the ant-hill may be seen on it.

What is the cause of female escape from ant-hills? Perhaps these females did not participate at all in the mating flight and were left from the number of those upbrought in the ant-hill. But the females escaping from the ant-hill often have traces of worn out hair cover and a slightly swollen abdomen with developing oocytes.

Thorough multiple observations allowed to state that escaped wingless females have participated in the mating period. They usually climb high grass-blades where they are found by winged males.

These females readily and multiply copulate even under experimental conditions, in a test-tube. This suggests that wingless females escape in order to replenish their perhaps spent store of the sperm received during a mating period carried long ago. Besides, the escape of the females can take place from those ant-hills where producing females which do not participate in oviposition are in excess.

In some cases escaped females are able to come back, and the author happened to observe old females with full abdomen to crawl hurriedly and without any precautions into the ant-hill. They are not always taken at once but sometimes detained and inspected for a long time. It should be noted that when inspecting a stray female the workers first of all feel with their antennae and mouth appendages the end of its abdomen, where the genital pore is located. The females escaped from the ant-hill and, under the conditions of an experiment, immediately inseminated by a male, are, readily, though after a careful inspection, taken back into the ant-hill, but they also can be destroyed right away in adjoining, friendly colonies.

(1) In this observations on ants the author applied trivial prismatic field-glasses with positive glass-lenses put on the objective.

The above mentioned facts show that sexual aspects of the behaviour of *Formica rufa* L. turn out to be more diverse than it was thought up to the present, and they prove that any investigation of the biology of ants carried in detail reveals a picture of a complex life of which we have but a superficial idea.

Summary

Either only females or only males can be upbrought in ant-hills. On a joint upbringing the flight away of winged specimens often proceeds separately. In West Siberia the mating flight proceeds asynchronously. In the forests of the Tien-Shan the flight takes a short time, ants form large mating aggregations flying together in the upper reaches of gorges. In these aggregations the females bite off the abdomen of the male copulating with them, thus performing a most complete polygamy. In dependence on the requirement of producing females, workers show different response to stray females, but in majority of cases these latter are destroyed. Sometimes females actively try to penetrate into young growing colonies. Wingless producing females often leave their ant-hills, start tramping and participate in the mating period. The workers usually prevent the escape of such females. The females trying to leave the ant-hill are injected with small doses of formic acid into their mouth parts, thereafter they give up the attempts to participate in the mating period and come back to the ant-hill.

Résumé

Il est possible d'observer dans les fourmilières soit l'élevage des mâles seuls, soit l'élevage des femelles seules. Lors d'un élevage mixte, l'envol des ailés a souvent lieu séparément.

Dans la Sibérie occidentale, le vol d'accouplement a lieu d'une manière asynchrone. Dans les forêts du Tien-Shan, le vol dure peu de temps, les fourmis forment de grands rassemblements qui volent vers la partie supérieure des gorges.

Dans ces rassemblements, les femelles coupent en mordant l'abdomen des mâles durant la copulation. Elles réalisent ainsi la plus complète polygamie. En relation avec le besoin en femelles fertiles, les ouvrières présentent diverses réponses vis-à-vis des femelles errantes ; mais, en général, ces dernières sont détruites. Parfois les femelles tentent de pénétrer dans de jeunes colonies. Souvent des femelles fertiles aptères quittent la fourmilière et vont errer. Elles participent aux accouplements. Généralement, les ouvrières préviennent la fuite de telles femelles. Elles injectent entre les pièces buccales des femelles qui tentent de s'échapper de petites doses d'acide formique. Aussitôt après, les femelles retournent à la fourmilière et ne tentent plus de participer aux accouplements.

Zusammenfassung

Es können entweder nur Weibchen oder nur Männchen in einem Nest erzogen werden. Bei ihrer gemeinsamen Erziehung fliegen geflügelte Individuen oft getrennt aus. In West-Sibirien ist der Begattungsflug sehr ausgedehnt. In den Wäldern von Tien-Shan ist er kurzfristig, die Ameisen bilden grosse Begattungsschwärme, indem sie in den Oberläufen der Schluchten zusammenfliegen. In diesen Schwärmen beißen die Weibchen den sie begattenden Männchen das Abdomen ab, wodurch sie die Völligste Poligamie realisieren. In Abhängigkeit vom Bedarf an produzierenden Weibchen, reagieren die Arbeiter auf wandernde Weibchen auf verschiedene Weise, doch meistens werden diese Letzteren vernichtet. Manchmal machen die Weibchen einen aktiven Versuch in junge wachsende Nester einzudringen. Ungeflügelte produzierende Weibchen verlassen ihre Nester unsehr oft, sie treten das Wandern an und beteiligen sich an der Begattung. Der Flucht solcher Weibchen stehen gewöhnlich die Arbeiter im Wege. Den Weibchen, die das Nest zu verlassen versuchen, werden winzige Dosen der Ameisensäure auf ihre Mundteile gespritzt, wonach die Weibchen ihren Versuch sich an der Begattung zu beteiligen aufgeben und in das Nest zurückkehren.

РЕЗЮМЕ

В муравейниках могут воспитываться одни самки или самцы. При совместном воспитании разлет крылатых особей нередко осуществляется раздельно. В Западной Сибири брачный лёт сильно растянут. В лесах Тянь-Шаня лёт кратковременен, муравьи образуют большие брачные скопища, слетаясь в верховья ущелий. В этих скоплениях самки откусывают брюшко у копулирующих с ними самцов, осуществляя возможно более полную полигамию. В зависимости от потребности в производительницах рабочие по-разному реагируют на бродячих самок, но большей частью их сильно истребляют. Иногда самки проявляют активные действия, чтобы проникнуть в молодые растущие муравейники. Бескрылые самки-производительницы нередко покидают свои муравейники, отправляясь бродяжничать и участвуют в брачном периоде. Рабочие большей частью препятствуют бегству таких самок. Самкам, пытающимся покинуть муравейники на ротовые придатки выпрыскивают маленькие капельки муравьиной кислоты, после чего те прекращают попытки участия в брачном периоде и возвращаются в жилище.

LITERATURE CITED.

- FOREL (A.). — 1874. *Les Fourmis de la Suisse*, 542 p.
- MARIKOVSKY (P. I.). — 1956. Observations on the biology of the ants *Camponotus herculeanus* and *Formica rufa* in mountainous forests of Kirghizia. *Proceed. Inst. Zool. Ac. Sci. Kirghiz. SSR*, issue V, p. 89-108. (In Russian).
- MARIKOVSKY (P. I.). — 1956. *Tarantula* and Black Widow Spider. Publishing House of the *Ac. Sci. Kirghiz SSB, Frunze*, 280 p. (In Russian).
- RUZSKY (M. D.). — 1905. The ants of Russia. Kazan. 800 p. (In Russian).
-

SUR QUELQUES FACTEURS ALIMENTAIRES, ACCÉLÉRATEURS DU DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DES OUVRIÈRES D'ABEILLES (*APIS M. L.*)

par
Janine PAIN

(*Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette.*)

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	33
Étude du facteur accélérateur du développement des œufs. — Influence de l'alimentation sur l'ovaire des jeunes ouvrières adultes orphelines.....	34
CHAPITRE PREMIER.....	35
I. — <i>Généralités</i>	35
II. — <i>Données bibliographiques des travaux sur l'alimentation des ouvrières</i> ..	35
A. — Importance du mode de présentation.....	44
B. — Action possible des vitamines.....	45
C. — Action possible des acides aminés.....	45
D. — Rôle des graisses.....	46
E. — Importance des protéines.....	46
CHAPITRE II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL.....	47
CHAPITRE III. — ÉTUDE DE L'APPARITION DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DES OUVRIÈRES EN FONCTION DU NOMBRE D'ABEILLES ENCAGÉES.....	47
<i>La durée de nourrissage minimum</i>	48
A. — Résultats obtenus avec les Abeilles isolées.....	49
B. — Résultats obtenus avec les groupes de 2 Abeilles.....	50
C. — Résultats obtenus avec les groupes de 3 Abeilles.....	50
D. — Résultats obtenus avec les groupes de 50 et 100 Abeilles.....	50
Conclusion.....	51
CHAPITRE IV. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU RÔLE DE L'ALIMENTATION AU POLLEN SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DES JEUNES OUVRIÈRES ENCAGÉES.....	53
A. — Récolte du pollen.....	53
B. — Importance de la technique de présentation des aliments.....	54

C. — Influence des méthodes de séchage sur l'activité biologique des pollens.	55
Conclusion.....	58
D. — Expériences d'alimentation avec des pollens fermentés.....	59
E. — Expériences d'alimentation avec des extraits de pollen.....	61
1° Méthodes de fractionnement.....	61
a) Extraction par l'éther de pétrole et par l'éther sulfurique à froid (61) ;	
b) Extraction par l'alcool bouillant (64) ; c) Extraction par l'alcool à 80° C	
(64) ; d) Extraction par l'eau bidistillée (64).	
Étude de la fraction aqueuse des pollens.....	65
2° Fractionnement d'un pollen de Châtaignier.....	66
a) Extraction par l'acide perchlorique (66) ; b) Extraction par l'acide tri-	
chloracétique (67) ; c) Extraction par une solution de chlorure de sodium	
(69).	
F. — Alimentation des ouvrières et caséine.....	70
CHAPITRE V. — INFLUENCE D'UNE ALIMENTATION COMPORTANT DE LA GELÉE	
ROYALE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DE LA JEUNE	
OUVRIÈRE D'ABEILLE	74
A. — Généralités	74
1° Méthode d'obtention de la Gelée Royale.....	76
2° Conservation	77
B. — Essais de fractionnement partiel des Gelées.....	77
C. — Méthode employée et résultats obtenus en fonction des nourrissements	
à la Gelée Royale, soit totale, soit fractionnée.....	78
Conclusion.....	81
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	82
A. — La variabilité particulière du matériel expérimental.....	82
B. — Un facteur essentiel : le mode d'administration de la nourriture.....	83
RÉSUMÉ.....	84
SUMMARY.....	86
ZUSAMMENFASSUNG	87
BIBLIOGRAPHIE	89

INTRODUCTION

Un des caractères les plus importants et les plus typiques des insectes sociaux est l'existence de deux sortes de femelles : les femelles fécondes, qui assurent la continuation de l'espèce, et les femelles stériles, qui s'occupent des larves, les nourrissent et accomplissent les travaux de la colonie. Un bref aperçu sur la biologie de ces deux catégories de femelles permettra une meilleure compréhension des expériences qui vont suivre.

Les colonies d'*Apis mellifica* L. sont composées de trois sortes d'individus :

1° Les mâles apparaissent au printemps. Ils reçoivent leur nourriture des ouvrières et sont incapables de vivre sans elles.

2° La reine est la mère de la colonie. Elle possède des ovaires beaucoup plus développés que ceux de l'ouvrière. Ils comprennent chacun d'après VON RHEIN (1933) de 133 à 198 tubes ovariens, nombre particulièrement élevé. Un réceptacle séminal de 0,95 mm de diamètre renferme la réserve en spermatozoïdes. La reine pond deux sortes d'œufs : des œufs non fécondés qui donnent naissance à des mâles, et des œufs fécondés d'où naissent les femelles.

La différenciation des femelles en reines ou en ouvrières apparaît de bonne heure chez la larve. Les larves destinées à devenir des reines reçoivent des nourrices et pendant toute la durée de leur vie larvaire, de la gelée royale ; alors que les larves qui deviendront des ouvrières en sont privées, au bout du troisième jour, par les nourrices, qui leur distribuent à la place le « pain d'abeilles », mélange mal connu de miel, de pollen, d'eau et de sécrétions glandulaires. La caste des ouvrières serait donc le résultat d'une sous-alimentation de la larve pendant presque tout son développement. Les larves de reines, mieux nourries, se transforment en imago au bout de 16 jours, et les larves d'ouvrières au bout de 21 jours seulement. La reine se fait féconder 3 à 4 jours après sa naissance ; mais la fécondation peut être retardée par le mauvais temps. Elle peut pondre jusqu'à 2 000 œufs par jour. Aussi a-t-elle besoin d'être abondamment nourrie par les ouvrières. On ne compte qu'une reine par colonie. Cependant, dans certaines conditions, la colonie peut en tolérer plusieurs. C'est le phénomène de la supersédure : la colonie élève une nouvelle reine en présence de la vieille reine et sans former d'essaim. Aucune colonie ne peut exister sans la présence d'une reine pondeuse.

3° Les ouvrières constituent la majorité de la population. Elles s'occupent de tous les travaux de la colonie. Ce sont des femelles ; car elles possèdent deux ovaires bien distincts, comprenant chacun 1 à 20 ovarioles, et un réceptacle séminal de 0,05 mm de diamètre moyen (V. RHEIN), mais ces organes sont rudimentaires. D'après WEYER (1928), les ovaires des Bourdons, des Guêpes et ceux des Fourmis ne sont pas régressés à ce point.

Cependant cette atrophie ovarienne n'est pas définitive. Sous certaines conditions, comme celle de l'orphelinage, l'absence d'œufs et de jeune couvain, et sous l'effet d'une alimentation riche en gelée et en pollen, les ovaires de certaines ouvrières se développent et deviennent capables de pondre des œufs ; mais ils ne seront jamais aussi gros que ceux de la reine. On appelle alors ces Abeilles les ouvrières pondeuses. KOSJEVNIKOV (1925) les a classées en *ouvrières pondeuses anatomiques*, lorsque les œufs sont seulement développés dans les ovaires, et en *ouvrières pondeuses physiologiques*, lorsqu'elles se mettent à pondre. Les ouvrières émettent toujours des œufs non fécondés, et VERLAINE, en 1929, pensa qu'elles étaient pour une certaine part responsables de la production des mâles dans la ruche. Cependant SCHONFELD (1884), KRAMER (1896) et CHANNON-DAVIES (1920) ont signalé que certaines espèces d'ouvrières pondeuses manifesteraient l'instinct sexuel et pourraient s'accoupler. Chez certaines races d'Abeilles, Cypriotes et Syriennes, on trouve en permanence dans la colonie des ouvrières pondeuses.

L'étude des modifications de l'ovaire de l'ouvrière adulte et la recherche des facteurs alimentaires agissant sur l'ovogenèse ont particulièrement attiré notre attention.

ÉTUDE DU FACTEUR ACCÉLÉRATEUR DU DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR L'OVAIRE DES JEUNES OUVRIÈRES ADULTES ORPHELINES

L'importance de l'alimentation et sa répercussion sur le sexe ont surtout été étudiées *chez les larves* du point de vue de la différenciation des castes (travaux de VELICH, 1930, VON RHEIN, 1935, HAYDAK, 1943, FLANDERS, 1953, LUKOSCHUS, 1956, N. WEAVER, 1957). Comparativement, peu de chercheurs ont abordé l'étude de l'alimentation et de ses effets *sur l'ovaire de l'ouvrière adulte*. C'est pourquoi il nous a paru nécessaire d'entreprendre ce travail, en y intégrant quelques données publiées jusqu'à ce jour, qui nous ont permis d'orienter nos recherches dans les voies que nous allons suivre.

CHAPITRE PREMIER

I. — GÉNÉRALITÉS

Les aliments naturels que consomme l'Abeille, et qui se trouvent à sa disposition dans la ruche, sont, d'une part, le miel, source principale de sucres, qui renferme de grandes quantités de saccharose, de glucose et de fructose, et, d'autre part, le pollen, source très importante de protéines et d'acides aminés, qui fournit également des sucres supplémentaires, des lipides et des vitamines d'à peu près tous les groupes. Plusieurs auteurs ont même signalé la présence d'hormones et de substances de croissance dans certains pollens (VON EULER, SAGROMSKY, MUIR, YAKUSLIKINA, LARSEN, TUNG, LAEZYNSKA, REDEMANN).

Sans apport de pollen, l'Abeille peut se maintenir en vie pendant quelque temps ; mais le pollen est indispensable à sa croissance et à son développement, comme à l'accroissement de ses réserves en graisses. Il permet, en outre, le fonctionnement des glandes pharyngiennes, dont les sécrétions servent à nourrir la reine et les larves de la colonie.

Les chercheurs et les apiculteurs ont signalé qu'en l'absence de la reine, et avec la diminution progressive du couvain à nourrir, les Abeilles consomment pour leur propre compte les bouillies larvaires destinées aux jeunes, et, au bout de peu de temps, on trouve au sein de la colonie des ouvrières à gros ovaires.

La composition chimique de la gelée royale, réservée aux très jeunes larves, a été étudiée par de très nombreux auteurs. Il nous est impossible de les citer tous ici. Elle peut être comparée aux pollens par sa teneur en protéines, en acides aminés, ainsi que par sa grande richesse en vitamines du groupe B.

Il était donc intéressant d'examiner l'action des pollens et de substances de remplacement riches en azote, comparativement à l'action de la gelée royale sur le développement des ovaires de jeunes ouvrières encagées.

Cependant, avant d'aborder le travail expérimental, il nous paraît important de faire une mise au point des études publiées sur ce sujet.

II. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES SUR L'ALIMENTATION DES OUVRIÈRES

Lorsqu'on examine de près la bibliographie ayant trait à l'alimentation des ouvrières, on constate que peu d'auteurs ont traité la question sous l'angle du développement ovarien. L'influence de l'alimentation a surtout

été suivie *sur des colonies* du point de vue de leurs effets sur les possibilités d'élevage du couvain, sur les variations de poids et de la teneur en azote du corps de l'Abeille, sur le développement des glandes céphaliques et des réserves graisseuses, ainsi que sur la durée de vie des ouvrières encagées.

Nous ne pouvons cependant passer ces travaux sous silence, car ils sont liés directement au problème du développement des ovaires.

A. MAURIZIO (1954) a montré, par le calcul statistique, qu'il existe un rapport direct entre la longévité des ouvrières et le développement du corps adipeux, des glandes céphaliques et des ovaires. Nous ne redonnons pas les calculs, qu'elle a publiés dans son travail de 1954, mais les essais qu'elle a effectués sur des Abeilles d'une colonie en liberté montre à quel point cette relation existe : elle a mis en évidence que, durant l'hivernage, la courbe de longévité des Abeilles est parallèle à celle de leur état physiologique. Les Abeilles nées en automne vivent jusqu'au début du printemps. Parallèlement, les glandes nourricières ainsi que le corps adipeux atteignent leur développement maximum pendant les mois d'hiver. Jusqu'à un certain degré, les ovaires suivent la courbe d'hiver sans cependant parvenir au maximum de leur développement.

Pour les mois d'été, l'auteur distingue les colonies avec ou sans couvain. Dans les colonies sans couvain, la longévité augmente, les glandes pharyngiennes, le corps adipeux et les ovaires se développent beaucoup.

Dans les colonies avec couvain, la durée de vie est plus faible ; les glandes nourricières, développées au début de l'élevage, régressent rapidement : le corps adipeux et les ovaires ne se développent pas.

Nous tiendrons compte également, dans cette revue bibliographique, des travaux ayant trait à l'augmentation de la capacité d'élevage des nourrices, en fonction de l'alimentation, parce qu'ils sont aussi en relation avec le développement des glandes à gelée, sans l'activité desquelles il n'y aurait pas élevage de larves. Le développement des glandes apparaît dans la ruche si les jeunes Abeilles peuvent consommer du pollen. Si les apports en pollen sont défectueux, il se produit dans la colonie une limitation de l'élevage du couvain.

DE GROOT (1953), d'autre part, a établi une relation entre la longévité des Abeilles encagées, leur teneur en azote et l'augmentation de leur poids. En nourrissant, dès leur éclosion, de jeunes Abeilles avec de la caséine dévitaminée à la concentration de 2,5 %, pendant des périodes de temps variables, la longévité augmente avec la durée du nourrissage protéinique. Les courbes montrent que les Abeilles dont les durées de vie sont les plus longues présentent une teneur en azote plus grande et un accroissement en poids plus fort que celles dont la durée de vie est plus courte.

Nous avons groupé en trois tableaux I (*a, b, c*) les principaux travaux relatifs à l'alimentation d'ouvrières encagées, le plus souvent d'âge connu, en mettant en évidence le mode d'administration des aliments qui nous a paru jouer un rôle important lors de l'examen de l'efficacité des nourritures.

Étant donné l'abondante littérature concernant les substances de remplacement du pollen ou des suppléments à celui-ci en vue des nourrisse-

ments spéculatifs de ruches au printemps ou à l'automne, nous n'avons pas tenu compte dans ces tableaux des publications strictement apicoles. Nous n'avons pas cité non plus les chercheurs qui ont employé dans l'alimentation des ouvrières des mélanges d'ersatz additionnés ou non de pollen, parce qu'il nous a semblé plus difficile d'en interpréter les résultats.

Les auteurs classés en premier sont ceux dont les travaux concernent les effets de l'alimentation sur l'élevage du couvain, puis viennent les variations de poids et de la teneur en azote du corps de l'Abeille, les travaux portant sur la durée de vie et enfin ceux qui traitent du développement des glandes pharyngiennes, des corps gras et des ovaires.

Nous avons essayé de respecter cet ordre, mais cela n'a pas toujours été facile parce qu'en général les chercheurs ont appliqué plusieurs de ces critères à la fois.

Le but des expériences sur l'alimentation de colonies d'Abeilles était de trouver un substitut satisfaisant du pollen lorsque celui-ci vient à manquer dans la nature. De nombreux produits alimentaires ont donc été examinés de ce point de vue, mais, au fur et à mesure de l'avancement des recherches, les auteurs n'en ont retenu que quelques-uns plus efficaces que les autres : il s'agit du lait en poudre (écrémé ou non), différentes préparations de farine de soja et de levures : levures du genre *Torulopsis* et *Saccharomyces* (levure de boulanger, levure de bière, *Torula*).

Selon la technique la plus commune en Amérique, ces produits, et particulièrement la farine de soja, sont administrés seuls ou supplémentés d'autres ersatz ou de pollen et offerts directement à l'intérieur de la ruche sous forme d'une pâte faite avec du miel ou du sirop de sucre. En Europe, on préfère utiliser les levures et les offrir sous forme de poudre à l'extérieur de la ruche, afin de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles de butinage.

Un certain nombre d'auteurs pensent qu'il est impossible de trouver des substances de remplacement du pollen (ROOT, 1925 ; PARKER, 1926 ; WHITCOMB et WILSON, 1927 ; SOUDEK, 1929 ; LANGER, 1928 ; KRATKY, 1931 ; KELLER KITZINGER, 1935) et qu'il est indispensable à l'élevage du couvain (HUBER, 1814 ; BERLEPSCH, 1874 ; LANGSTROTH, 1876 ; COOK, 1876). D'autres pensent que, sans apport de pollen, les Abeilles peuvent quand même entreprendre un élevage ou développer leurs glandes pharyngiennes et leurs ovaires ; mais elles ne peuvent le faire qu'aux dépens de leur propre réserve en protéines (W.-W. WHITCOMB, 1927 ; PETERKA, 1929 ; PERPELOVA, 1926 ; GONTARSKI, 1938) et de leur stock en vitamines. (BACK, 1956).

La majorité des auteurs pensent cependant qu'on peut administrer avec succès aux ouvrières d'autres substances que le pollen. Nous avons analysé les travaux de chercheurs qui ont travaillé en laboratoire afin d'en dégager la technique la plus appropriée à l'étude de l'alimentation des ouvrières et le rôle des principaux constituants qui composent les aliments les plus actifs sur le développement de l'ovaire (tableau I) (*a*, *b*, *c*).

AUTEURS Années de publication.	MODE OPÉRATOIRE.	MODE D'ADMINISTRATION DES ALIMENTS.	ALIMENTS DONNÉS EN NOURRISEMENT.
SOUDEK 1927-29-30	Abeilles écloses et maintenues à l'étu- ve à 34° C	Additionnés de sirop de sucre ou de miel et offerts tassés dans les cellules d'un rayon	Blanc d'œufs frais Levure de bière séchée Caséine Lait Jaune d'œufs Farine de blé, haricots, graines de soj lin, tournesol, olive Potiron, colza, pistache Farine de poisson et de viande, son amidon
HEJTMANEK 1933	70 jeunes Abeilles écloses et mainte- nues à l'étuve à 35° C	Mélangés à l'eau su- crée (3 : 1) ou du miel dilué ou additionnés de miel et offerts tassés dans les cellules d'un rayon	Pollen de rayon — de noisetier } récolté à — de charme } la main — pin }
HAYDAK 1933 à 57	Nucléi de jeunes Abeilles de 6 à 10 h écloses à l'étuve avec 1 reine en ponte	Additionnés de miel et offerts tassés dans les cellules d'un rayon ou mélangés à du candi placé sur le haut des rayons	Levure séchée Lait frais entier - écrémé en poudre Œufs entiers - jaunes et blancs d'œuf Fragments de viande Farine de graines de coton Farine de graines de soja seules ou addi- tionnée de Vit. B ₂ -PP Farine de soja partiellement dégraissée Farine de soja à forte teneur en graisse (traitée à la basse température) Farine de soja dégraissée par solvant Poudre de sang séché Farine de poisson Farine de froment, avoine, seigle, blé pois, pistache Caséine commerciale Graines de lin
HAYDAK- TANQUARY 1942 1933 à 57			
GONTARSKI 1948-1954 1938	Jeunes Abeilles en- cagées ou essais sur ruches au printemps Abeilles d'âge indéterminé	Mélangés au candi ou offerts sous forme de poudre Additionnés de miel	Levure (Torulopsis) Extrait aqueux et alcoolique de levur Mélanges d'acides aminés tirés de l levure Nourriture larvaire (âge non précisé) Miel
WAHL 1950-1955	Jeunes Abeilles écloses et main- tenues à l'étuve orphelines Colonies à 1 cadre peuplées de jeunes Abeilles avec reine	Mélangés au candi à différentes concen- trations ou offerts séparément additionnés de miel ou de sucre interverti Additionnés de miel et offerts tassés ds les cellules d'un rayon	Pollen de rayon Pollen en pelotes (pissenlit, colza) Pollen récolté à la main (noisetier, aune) Levure (Torulopsis) Levure de bière Farine de soja entière Lait en poudre Farine de soja dégraissée

(+) indique qu'il y a eu élevage, augmentation du poids et de la teneur en azote, augmentation de

(-:—) indique un élevage limité, une faible augmentation de la durée de vie et du développement

(0) indique qu'il n'y a pas eu d'élevage, ni d'augmentation de poids, ni de la durée de vie et auc

(—) indique une diminution de l'élevage et de la durée de vie.

AU I (a).

EFFETS OBTENUS SUR			DÉVELOPPEMENT		
Le couvain.	Le poids et la teneur en azote du corps de l'ouvrière.	La durée de vie.	Des glandes hypopharyngiennes.	Des corps gras.	Des ovaires.
+ 0			+ + 0 0 0 0 0 0 0		
+ + + 0 Qd tassés ds le rayon.		— — — — —	+ + + + 0 Qd tassés ds le rayon.		
+ + + + + + + — 0 0 0 0 Abortif. 0	+ + + + + + Retard. 0 0 0 0 0 0				
+ Avec jeunes abeilles ou ruches.	+ + +	— (seigle).	+ +	+ 	+ + (après 16 j.) + (après 19 j.)
++ ++ —:— + + + + 0		++ ++ + + + + + + —:—	+ + + ++ ++ ++ ++ + 0		+++ +++ + + + + +

durée de vie et développement des glandes hypopharyngiennes, des corps gras et des ovaires.
 glandes céphaliques, des corps gras et des ovaires.
 développement des organes.

AUTEURS Années de parution	MODE OPÉRATOIRE.	MODE D'ADMINISTRATION DES ALIMENTS.	ALIMENTS DONNÉS EN NOURRISEMENT.
BACK 1955-1956	25 Abeilles de 24 h écloses et mainte- nues à l'étuve à 33° C, orphelines Colonies à un cadre, peuplées de jeunes Abeilles avec reine	Mélangés au candi à différentes concentra- tions Additionnés de sucre inverti et intro- duits dans les rayons	Pollen d'aune (récolté à la main) Caséine pure vitaminée Caséine dévitaminée + Vit. B Caséine dévitaminée + Vit. A.C.E.PP. Caséine dévitaminée Pollen d'aune dévitaminée Sucre + vitamines
DE GROOT 1950 à 53	50 Abeilles de 8 à 12 h écloses et maintenues à l'étuve à 30° C	Mélangés au sucre sec à différentes concentrations	Pollen de rayon Pollen en pelotes (trèfle-Marronnier) Pollen récolté à la main (Pinus) Caséine d'Hammarsten Caséine dévitaminée Labco Levure de bière Farine de soja Mélange de 17 acides aminés (proportion identique à la caséine) id. + Vit. A.B.D.E. ac. nucléiques Composés azotés minéraux : glycine Sulfate-nitrate-tartrate d'ammonium
KELLER- KITZINGER 1935	12 Abeilles de quel- ques jours écloses et maintenues à 30° -34° C	Mélangés à de l'eau sucrée	Pollen de rayon Pollen en pelotes (noisetier - aune bouleau - pin) Caséine Levure Acides aminés
MELAMPY Mc GREGOR 1939	50 Abeilles de 24 h maintenues à 35° C, 75 % d'humidité	Seuls ou additionnés de miel ou de sirop de sucre	Pollen frais Lait écrémé en poudre Levure de boulanger séchée Caséine Farine de blé
BEUTLER- OPFINGER 1949	40 à 50 Abeilles encagées	Mélangés au candi ou à de l'eau sucrée	Pollen de rayon Pollen en pelotes (noisetier) Levure Lait en poudre Farine de soja
CHAUVIN 1952	Abeilles isolées, adultes maintenues à 30° C	Mélangés dans de l'eau sucrée	Vitamines : ac. pantothénique lactoflavine thiamine pyridoxine ac. amide nicotinique inositol biotine

(+) indique qu'il y a eu élevage, augmentation du poids et de la teneur en azote, augmentation de la
 (—) indique un élevage limité, une faible augmentation de la durée de vie et du développement de
 (0) indique qu'il n'y a pas eu d'élevage, ni d'augmentation de poids, ni de la durée de vie et aucun
 (—) indique une diminution de l'élevage et de la durée de vie.

I (b).

durée de vie et développement des glandes hypopharyngiennes, des corps gras et des ovaires.
glandes céphaliques, des corps gras et des ovaires.
développement des organes.

AUTEURS Années de publication.	MODE OPÉRATOIRE.	MODE D'ADMINISTRATION DES ALIMENTS.	ALIMENTS DONNÉS EN NOURRISEMENT.
MAURIZIO 1946 à 1958	30 à 80 Abeilles de 24 h écloses et main- tenues à l'étuve à 30° C	Mélangés au candi à différentes concen- trations sauf essais avec caséines et vi- tamines incorporées à de la dextrose ou dans une solution dextrosée	Pollen en pelotes (arbres fruitiers, saule, Châtaignier, coquelicot, trèfles...) Pollen récolté à la main (noisetier, aune, conifères...) Différentes farines de soja Différentes farines de lait en poudre écrémé Différentes farines de levures Caséines dévitaminées Wander Caséines dévitaminées Hoffmann-La Roche Caséines dévitaminées Difco Caséines dévitaminées + Vit. B ₁ , B ₆ , acide pantothénique Sucre + vitamines
GIORDANI 1957	300 jeunes Abeilles écloses et mainte- nues à l'étuve à 30° C, 70 % humidité	Mélanger à du sirop de sucre à 80 % à différentes concen- trations	Pollen en pelotes (Pirus) Levure (saccharomyces) Levure (Torulopsis)
KRATKY 1931	150 - 200 jeunes Abeilles écloses en étuve	Mélangés à de l'eau sucrée	Farine de Froment et de seigle Amidon Caséine
CURRIE 1932-35			Caséine
PETERKA- SVOBODA 1937-39-40	100 à 150 Abeilles écloses et mainte- nues à l'étuve à 30° C	Seuls ou additionnés de miel (1 : 1) offerts tassés dans les cellules d'un rayon	Pollen de noisetier Farine de soja débarrassée de ses principes amers
LOTMAR 1939	Jeunes Abeilles encagées	Mélangés au candi	Pollen de rayon Farine de soja (préparation tchèque) Farine de soja (préparation suisse)
JORDAN 1939-51-57	100 jeunes ou vieilles Abeilles du même âge écloses et main- tenues en étuve	Mélangés à du miel ou à du candi	Levure (Torulopsis) Lait écrémé
PEREPELOVA 1926	Abeilles d'âge indéterminé	Additionnés de miel	Nourriture larvaire (larves de moins de 3 j) Miel
PETERKA 1929	Abeilles adultes d'hiver Abeilles adultes été Abeilles naissantes	Additionnés de miel	Sucre Sucre Sucre
HESS 1942	Ruches en hiver- nage	Additionnés de miel et d'eau et offerts dans les rayons	Farine de soja + Vit. E
MUSSBICHLER 1952	Abeilles d'âge indéterminé Abeilles naissantes	Mélangés à de l'eau sucrée Mélangés à de l'eau sucrée	Pollen Eau sucrée Pollen Eau sucrée Caséine d'Hammarsten Caséine dévitaminée Hoffmann-La Roche Vitamines groupe B

EFFETS OBTENUS SUR			DÉVELOPPEMENT		
Le couvain.	Le poids et la teneur en azote du corps de l'ouvrière.	La durée de vie.	Des glandes hypopharyngiennes.	Des corps gras.	Des ovaires.
		+	+++	+++	+++
		0 + selon les préparations +	0 + selon les préparations. +	0 + selon les préparations +	0 + (selon prépar.) 0 + (selon prépar.) + (Sol. dextrosée)
		0 — 0 0	0 0 0 0	0 0 0 0	0 0 0 0
		+ + +	+++ + ++	+++ + ++	—:— 0 —:—
			0 0 0		
Abortif			+		
			++		
			+		
			+ + +		
			+ +	+	
					+ (après 10 j.) + (après 13 j.) + (après 13 j.) + (après 7 j.) 0 0
					+
			+	+	+ —:— 0 + + 0

A la lumière de ces expériences, on peut mettre en évidence les faits suivants :

C'est d'abord l'extrême variabilité des résultats. Sauf en ce qui concerne les pollens, où l'unanimité des auteurs quant à leur efficacité est entière, on relève de nombreuses contradictions relatives à l'activité des surrogats de pollen, tels que farines de soja, levures, caséines vitaminées ou dévitaminées.

A. — Importance du mode de présentation.

Nous pensons que les méthodes employées ont aussi leur importance : les aliments sont présentés soit séparés du candi, additionnés de miel, de sucre ou d'eau sucrée ou incorporés à celui-ci à différentes concentrations, soit encore offerts dans une solution d'eau sucrée, dextrosée ou de sirop de sucre. Dans ces conditions, les consommations ne peuvent être identiques et leur répercussion sur les organes est inégale.

Faut-il séparer les substances azotées des substances sucrées ? DE GROOT (1953) a signalé la technique de présentation des nourritures azotées séparées du candi comme défavorables à l'Abeille. Il a vérifié ce fait par des dissections du tube digestif; celles-ci révélèrent une prise très faible de nourriture. *Nous pensons au contraire que cette méthode est la meilleure*, parce qu'elle se rapproche des conditions naturelles de nourrissage dans la ruche. Même dans le cas de la caséine légèrement répulsive pour l'Abeille, nous avons obtenu des consommations, à condition de l'humidifier et de lui incorporer quelques gouttes de miel. Nous discutons plus à fond cette question dans le travail qui suit.

La technique qui consiste à présenter les aliments protéiques en suspension dans les solutions est mauvaise, parce que ces matériaux tombent au fond des abreuvoirs. L'Abeille ne peut plus alors les atteindre et absorbe seulement du liquide sucré. A cela est due l'erreur de KELLER KITZINGER (1935), qui n'obtient pas d'effet sur la durée de vie, en administrant aux ouvrières du pollen soit de rayon soit en pelotes, alors que les auteurs sont unanimes à reconnaître l'efficacité de ces deux aliments. Les résultats d'HEJTMANEK (1933), de KRATKY (1931), de GIORDANI (1957) concernant les ovaires s'expliquent aussi de la même manière. Il peut y avoir des exceptions dans le cas de MUSSBICHLER (tableau I, c).

Les résultats variables obtenus par A. MAURIZIO (1954) en ce qui concerne les pollens (aune-noisetier) comparés à ceux de WAHL (1950-1955), BACK (1956), PETERKA (1929), SVOBODA (1940) et les caséines mélangées au candi, sont probablement fonction de leurs concentrations dans le candi : les pourcentages les plus faibles en pollen favorisent davantage la durée de vie que les pourcentages élevés.

Par contre, pour obtenir le développement de l'ovaire, les concentrations plus fortes marchent mieux. Pour DE GROOT (1953), les concentrations exerçant les effets les plus favorables sur la longévité sont plus faibles dans le cas de la caséine que dans celui des autres substances azotées.

L'administration des nourritures au candi oblige à des expériences multiples. MAURIZIO (1954) dit elle-même qu'il est impossible de prévoir à quelle concentration les Abeilles vont réagir. Ce problème ne se pose pas de la même façon dans nos expériences (v. plus loin).

B. — Action possible des vitamines.

Les discussions sur l'action des vitamines ne sont pas encore terminées, malgré les nombreux chercheurs qui ont abordé ce sujet. LANGER (1928) évoque une action possible des vitamines du pollen sur les glandes de l'Abeille. HAYDAK (1933 à 1957), dans ses essais de nourrissage avec la farine de soja, arrive à augmenter l'activité d'élevage de la colonie en améliorant le taux de la farine en riboflavine et en vitamine PP ou encore en lui ajoutant des levures (riches en vitamines B). BACK déduit de ses propres expériences que la capacité d'élevage du couvain est limitée lorsque les Abeilles reçoivent un régime privé de vitamines. Les vitamines B et plus particulièrement l'acide pantothénique, associées à la caséine, produisent un accroissement des glandes par rapport aux témoins. D'après CHAUVIN (1952), elles joueraient aussi un rôle dans la prolongation de la vie des ouvrières.

Mais, pour DE GROOT (1951), l'addition de vitamines B à un mélange d'acides aminés n'améliore pas la longévité. A. MAURIZIO (1954) est aussi formelle sur ce point, elle déclare que les vitamines B₁-B₆ et l'acide pantothénique sont sans action sur le développement des glandes, des corps gras et des ovaires, ainsi que sur la durée de vie des ouvrières. MUSSBICHLER (1952) est du même avis en ce qui concerne les ovaires. HESS (1942) n'obtient pas non plus d'action sur les ovaires avec la vitamine E. Pourtant, VINOGRADOWA (1950-1951) réussit à raccourcir les développements larvaires de la reine et de l'ouvrière en leur administrant des vitamines extraites de levures (*Torula*, *Monilia*, *Oidium*). SCHWARZ et KOCH (1954) considèrent qu'une forte teneur en acide pantothénique est le facteur déterminant dans les pollens dits de haute qualité. Ils supposent que les échecs de MAURIZIO sont dus à un déséquilibre vitaminique des régimes.

En définitive, on ne peut rien conclure de très précis en ce qui concerne le développement des différents organes cités et l'augmentation de la durée de vie.

C. — Action des acides aminés.

L'étude de l'action des acides aminés se réduit au travail de DE GROOT : avec des mélanges d'acides aminés, les longévités sont plus courtes que celles qu'on obtient avec des protéines intactes ou hydrolysées. La faible teneur en méthionine de la farine de soja serait pourtant le facteur limitatif de la croissance de l'Abeille. Les farines de seigle et de blé ne réus-

sisent pas à cause de leur fort pourcentage de matériaux indigestes comme l'amidon et aussi à cause de l'absence d'un ou deux acides aminés essentiels.

D. — Rôle des graisses.

L'action des graisses semble secondaire. Mises à part les expériences concernant les farines de soja dégraissées, on ne connaît absolument rien quant à leur action sur les ovaires. On sait seulement que les farines de soja à forte teneur en graisses ou dégraissées par les solvants sont inadéquates pour l'élevage et ne permettent pas la croissance de l'ouvrière.

E. — Importance des protéines.

Les conclusions se rapportant à l'étude des caséines de différentes provenance sont également variées. Nous avons étudié particulièrement ce produit en ce qui concerne le développement des ovaires.

A côté de ces divergences, des auteurs tels que SOUDEK, SVOBODA, HAYDAK, MUSSBICHLER, DE GROOT, MAURIZIO s'accordent tous pour attribuer un rôle de premier plan à la richesse en azote des aliments, à condition toutefois qu'ils soient administrés à des concentrations favorables. L'efficacité des levures, que l'on peut comparer aux pollens de bonne activité, s'expliquerait par leur richesse en protéines et en acides aminés indispensables. L'inefficacité du pollen de pin, dans tous les essais, serait due davantage à sa faible teneur en protéines et en composants solubles dans l'eau qu'à sa teneur en vitamines qui, d'après NIELSEN, GROMMER et LUNDEN (1955), serait identique à celle des autres espèces de pollen (sauf pour la pyridoxine).

Nous avons vérifié ces conclusions en recherchant dans les pollens de haute teneur en azote la nature des protéines actives sur le développement ovarien.

A côté de ces travaux sur les pollens et leurs succédanés, quelques auteurs se sont attachés à montrer l'action de matériaux de réserve stockés dans le corps de l'ouvrière. Dans leurs expériences, les ouvrières provenaient de la ruche, leur âge était indéterminé. En nourrissant ces Abeilles de miel et de sucre, sans leur apporter de protéine, ils obtenaient des ouvrières à gros ovaires. Par contre, des Abeilles naissantes, d'âge contrôlé, nourries des mêmes régimes, ne se transformèrent pas en ouvrières pondieuses. Ces auteurs concluent que les Abeilles adultes disposent de réserves aux dépens desquelles s'élaborent les œufs.

Il apparaît donc important, lors des recherches sur l'alimentation, de travailler avec des insectes très jeunes, d'âge connu, qui n'ont pu accroître en aucune façon leurs réserves protidiques et lipidiques.

Ce sera la méthode que nous emploierons dans la première partie de ce travail.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL

Le matériel utilisé (obtention du cheptel vivant, description du matériel expérimental, fabrication et mode de présentation des aliments, durée de l'expérimentation) ainsi que les méthodes particulières de travail relatives à l'étude des modifications de l'ovaire de l'ouvrière, ont été très détaillés dans une publication antérieure (J. PAIN : sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques [*Thèse*], Ann. Abeille, 1961).

Ici, *l'influence accélératrice de l'alimentation azotée* sur l'apparition des œufs dans les ovaires des ouvrières a été étudiée en présence d'Abeilles jeunes, *maintenues orphelines pendant toute la durée de l'expérimentation*.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'APPARITION DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DES OUVRIÈRES EN FONCTION DU NOMBRE D'ABEILLES ENGAGÉES

L'exposé des méthodes expérimentales, et en particulier celui concernant la durée de l'expérimentation, fixant celle-ci à 15 jours, n'a pas été choisi arbitrairement.

Nos résultats confrontés avec ceux de MAURIZIO (1954) fixant une durée plus longue de 23 à 33 jours nous ont paru tenir aux techniques de nourrissement.

En effet, cet auteur observe des œufs dans les ovaires des ouvrières seulement au 27^e jour de nourrissement avec un mélange de candi au pollen (*Zea Mays*, *Crocus albiflorus*) à la concentration de 20 %.

Nous avons repris l'étude de ce problème, en tenant compte du facteur « présentation des aliments », mais en l'abordant d'une autre façon. En effet, nous n'avons pas considéré, comme l'ont fait la plupart des auteurs, l'ovaire arrivé à son degré de maturité maximum, mais la durée du nourrissement la plus courte permettant *l'apparition du premier œuf dans les ovaires des ouvrières*.

Ce problème est directement lié au nombre d'Abeilles rassemblées dans les cagettes : P. P. GRASSÉ et R. CHAUVIN (1944) ont montré l'importance

de ce facteur sur la durée de vie des ouvrières. Il agit aussi sur la formation des œufs dans leurs ovaires.

PEREPELOVA (1928) expérimenta sur des groupes d'environ 200 ouvrières : chacun d'eux était constitué d'Abeilles âgées de 3 à 15 jours. Elle nota, au bout de 5 jours, une transformation des ovaires chez les Abeilles appartenant aux différents groupes d'âges.

En 1942, G. HESS avait indiqué que chez les ouvrières tenues isolées les ovaires restent atrophiés même après une à deux semaines de nourrissage. Dans les groupes de 10 à 20, elle constata seulement 12 % d'ovaires développés après une semaine d'orphelinage.

GONTARSKI (1949) établit que les ovaires des ouvrières ne peuvent se développer dans les groupes inférieurs à 100.

MILOJEVIC et FILIPOVIC MOSKOVLJEVIC (1956) étudièrent l'effet de groupe en introduisant des Abeilles marquées de 24 heures dans des ruches orphelines contenant déjà des ouvrières pondeuses. Ils examinèrent l'état de leurs ovaires en les prélevant à des périodes de temps déterminés : chez 55 % des Abeilles âgées de 5 jours, ils trouvèrent des ovaires activés. Au cours de ces prélèvements, et parmi les ouvrières marquées de même âge, ils en ont toujours trouvé un certain nombre avec des ovaires non activés.

Plus tard, Voogd (1959) reprenant la question, avec des groupes de 100, mais aussi avec trois et même une Abeille, écrit que les ovaires peuvent se développer chez les Abeilles isolées.

Nous avons travaillé en 1954 sur des groupes de 100, 50, 25, 10 et 5 Abeilles. Les résultats obtenus à cette époque après 20 jours d'une alimentation composée de pollen frais et de candi, révélèrent seulement des développements ovariens pour les groupes d'Abeilles supérieurs à 10.

Par l'amélioration des techniques de nourrissage, nous avons forcé l'Abeille à consommer du pollen et à prendre plus de nourriture conformément à la technique exposée dans le chapitre II. Elle consiste à ne laisser le sucre aux Abeilles que pendant 5 heures par jour. De cette façon, les Abeilles consomment toujours le mélange de pollen additionné de miel qu'on leur offre, même dans les groupes ne comportant que 3 et 2 Abeilles et même lorsqu'elles sont isolées.

Avec cette méthode, nous avons obtenu des ovaires développés au bout de 15 jours de cette alimentation, pour des groupes d'Abeilles inférieurs à 10 et même pour les Abeilles isolées.

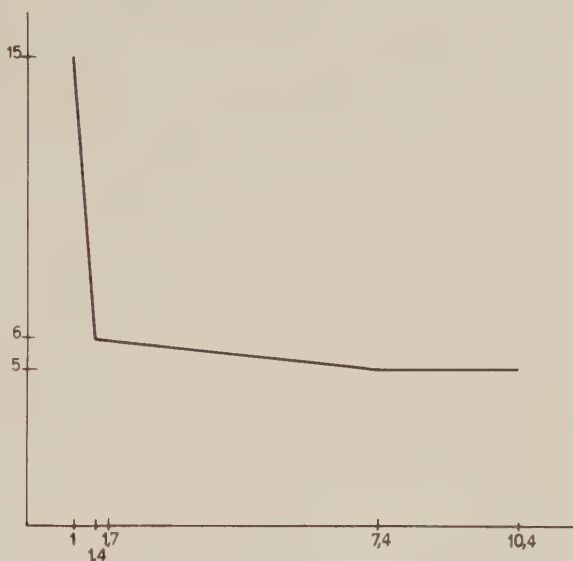
LA DURÉE DE NOURRISSEMENT MINIMUM

Mais les résultats observés sur 15 jours ne rendent absolument pas compte de la capacité de réaction de l'Abeille à la nourriture. Nous avons jugé préférable de déterminer la durée de nourrissage la plus courte, permettant un début de transformation des oogonies dans les ovaires.

Nous avons utilisé les effectifs suivants : 1, 2, 3, 55 et 110 Abeilles âgées de 24 heures, réparties dans les cagettes par séries d'éclosion. Elles reçoivent

le pollen le lendemain de leur encagement et sont alors à partir de ce moment-là affamées en sucre à 15 heures, jusqu'à 10 heures le surlendemain, et pendant les jours suivants. Nous avons vérifié qu'il y avait bien effectivement consommation de pollen en l'absence de nourriture sucrée, en supprimant complètement à des Abeilles de contrôle la nourriture pollinique et en leur laissant le sucre candi 5 heures au cours de la première journée. Les Abeilles ne recevant pas d'autre nourriture jusqu'au lendemain matin sont retrouvées mortes dans les cagettes.

Les dissections ont été effectuées à intervalles réguliers toutes les 24 heures, pour tous les groupes. Nous avons porté sur le graphique n° 1 les expériences où l'apparition du premier œuf dans les ovaires a été la plus précoce. Le début de formation des oocytes dans les ovaires est ex-



GRAPHIQUE 1. — Apparition du premier œuf dans les ovaires d'ouvrières.

En abscisse : racine carrée de l'effectif en abeilles.

En ordonnée : durée du nourrissage en pollen exprimée en jours.

primé en fonction de l'effectif en Abeilles (nous avons pris ici la racine carrée de l'effectif pour la commodité de l'écriture) et de la durée du nourrissage. L'âge des Abeilles correspond à la durée du nourrissage majorée d'un jour. Pour l'interprétation des résultats, nous avons comparé le nombre total d'Abeilles aux ovaires développés dans les groupes de 2 et 3 Abeilles, au nombre total d'Abeilles aux ovaires développés lorsque celles-ci se trouvent isolées.

A. — Résultats obtenus avec les Abeilles isolées.

Ce n'est qu'à partir du 15^e jour de nourrissage au pollen qu'on a trouvé des Abeilles aux ovaires contenant un ou plusieurs œufs. Mais du 15^e au 19^e jour de nourrissage, les Abeilles ne présentent des œufs dans leurs ovaires que dans 50 % des cas observés. Nous n'avons pas obtenu pour le moment de survies supérieures à 19 jours. Ces résultats mettent en évidence l'existence de variations individuelles importantes chez l'Abeille maintenue isolée.

B. — Résultats obtenus avec les groupes de deux Abeilles.

Ici, c'est dès le 6^e jour de nourrissage au pollen que le 1^{er} œuf apparaît chez les Abeilles réunies par groupes de deux. Du 7^e au 11^e jour de nourrissage, dans 12 % des groupes, les ovaires des deux Abeilles contiennent un ou plusieurs œufs. Dans 88 % : 1 Abeille sur 2 a des ovaires avec des œufs ; soit au total 56 % d'Abeilles aux ovaires développés. Plus tard, du 12^e au 19^e jour, dans 47 % des groupes, 2 Abeilles sur 2 ont des ovaires avec un ou plusieurs œufs. Dans 47 % : 1 Abeille sur 2. Dans les 6 % des groupes restants, les deux Abeilles ont des ovaires immatures. On a donc au total 70 % d'Abeilles aux ovaires développés dans l'ensemble de la population âgée de 12 à 19 jours.

Les variations individuelles signalées plus haut chez les Abeilles isolées semblent disparaître ici avec le temps dans les groupes de deux. La date de l'apparition du premier œuf dans ce groupe est avancée de 8 jours par rapport aux Abeilles isolées.

C. — Résultats obtenus avec les groupes de trois Abeilles.

Le premier œuf apparaît encore ici le 6^e jour. Du 7^e au 11^e jour, dans 50 % des groupes, 2 Abeilles sur 3 ont des œufs dans leurs ovaires. Dans 50 % : 1 Abeille sur 3 ; soit au total 49 % d'Abeilles aux ovaires développés. Du 12^e au 19^e jour, dans 57 % des groupes : 3 Abeilles sur 3 ont des œufs. Dans 43 % : 2 Abeilles sur 3 ; soit au total 85 % d'Abeilles avec des ovaires développés.

D. — Résultats obtenus avec les groupes de 50 et 100 Abeilles.

Pour les groupes d'Abeilles égaux ou supérieurs à 50, il ne nous a pas été possible de disséquer la totalité de la population. Nous avons considéré que les ovaires des Abeilles de la population ont réagi à la nourriture lorsque, sur un échantillon de 15 Abeilles, plus de 5 contiennent un ou plusieurs œufs dans leurs ovaires. Ce chiffre correspond au tiers du nombre d'Abeilles prélevées pour les dissections. Si on le rapporte à 100 individus, on obtient le chiffre de 33,3 % d'Abeilles aux ovaires développés. En dessous de ce pourcentage, on a considéré que les ovaires de la population n'ont pas ou ont très faiblement réagi.

On a enregistré de cette façon des pourcentages d'Abeilles aux ovaires développés, supérieurs à 33,3 %, dès le 5^e jour de nourrissage, aussi bien dans les groupes de 50 que dans les groupes de 100.

Pour une même durée de nourrissage, les pourcentages ovariens obtenus ne sont pas identiques. Pour les groupes de 55 Abeilles au 5^e jour de nourrissage, ceux-ci varient de 10 à 20 % et ne dépassent pas 60 %

d'Abeilles avec des ovaires développés (stade 3). Pour des durées plus longues atteignant 15 jours, la moyenne des pourcentages est plus élevée (stades 3, 4, 5), mais on enregistre toujours un certain nombre d'ouvrières aux ovaires non développés.

L'apparition des œufs dans les ovaires dans plus du tiers des échantillons des groupes au 5^e jour de nourrissage confirme les résultats de PEREPELOVA, MILOJEVIC et FILIPOVIC MOSKOVLJEVIC. Ces deux derniers auteurs obtiennent aussi, au 5^e jour de nourrissage, des Abeilles aux ovaires activés.

Leurs expériences ne sont pas cependant tout à fait semblables aux nôtres, car ils introduisent au sein d'une petite colonie composée d'Abeilles adultes des Abeilles âgées de 24 heures. Nous n'avons pas trouvé dans leurs travaux d'indications concernant le nombre d'Abeilles introduites par 24 heures dans ces colonies.

Tous ces auteurs sont unanimes à reconnaître que l'âge des Abeilles n'affecte pas le développement des ovaires des ouvrières. Nous n'avons pas examiné le processus d'accélération de la formation des œufs sur des Abeilles âgées de plus de 24 heures. Il est très probable que celui-ci agit sur les Abeilles de tous les âges. Ce qui est important, c'est la *durée du nourrissage en pollen* qui apporte tous les éléments nécessaires à la transformation des ovaires.

Conclusion.

D'après ces résultats, le processus d'apparition des œufs dans les ovaires des jeunes Abeilles ne survient pas plus rapidement dans les groupes de 50 que dans les groupes de 100 et pas davantage lorsque l'on introduit des jeunes Abeilles dans une population beaucoup plus importante. L'examen de la courbe indique que l'effet stimulateur doit atteindre son maximum pour une quinzaine d'Abeilles. Au-delà, l'adjonction d'Abeilles n'a plus d'effet.

En cela nous rejoignons les conclusions de CHAUVIN (1944) sur la survie et l'augmentation très nette de celle-ci dès les groupes de 2 et 3 Abeilles.

L'effet stimulateur du nombre d'Abeilles engagées sur les ovaires de la population, se manifeste de deux façons :

1^o Dans la date d'apparition du premier œuf qui est beaucoup plus précoce dans les groupes de 2 et de 3 que chez les isolées (le 6^e jour au lieu du 15^e).

2^o Dans le pourcentage global des ovaires développés, qui atteint 70 % dans les groupes de 2 vers le 15^e jour, contre 50 % chez les isolées ; dans les groupes de 3, il s'élève à cette date à 85 % (tests t. significatifs). Par contre, les différences ne sont pas significatives entre les groupes de deux et ceux de trois, du 7^e au 11^e et du 12^e au 19^e jour de nourrissage.

D'autre part, il semble apparaître dans les groupes de deux une « sorte de dominance » d'une Abeille sur l'autre dans 88 % des groupes, tout au moins au

début de la période de nourrissage. Les faits sont analogues quoique plus difficiles à interpréter dans les groupes de 3. Il est possible qu'elle soit due en partie à l'hétérogénéité du matériel vivant.

Des résultats obtenus, nous ne pouvons pas affirmer si l'accélération de la formation des œufs dans les ovaires des ouvrières groupées est due à un effet de groupe, tel que l'a défini GRASSÉ (1958).

La stimulation de l'ovaire, tout comme l'augmentation de la durée de vie de l'ouvrière, dépend probablement des échanges continuels de nourriture qui se font entre Abeilles. Il suffirait que s'établissent de tels échanges entre deux Abeilles pour qu'apparaisse déjà « une rumination à caractère social ». Cependant, au cours de ces échanges, les antennes sont très actives. BUTLER et FREE (1958) ont montré que des Abeilles séparées par une toile métallique s'échangent de la nourriture à condition qu'elles puissent se toucher les antennes. Nous ne sommes donc pas loin de penser qu'il s'agit ici d'un véritable effet de groupe, à mécanisme sensoriel.

En choisissant dans toutes nos expériences le chiffre moyen de 55 Abeilles et en nous fixant la durée de nourrissage la plus courte obtenue qui permette l'apparition des œufs dans les ovaires des ouvrières isolées, nous nous sommes placés dans des conditions de travail satisfaisantes pour obtenir des ovaires développés à tous les stades dans la plus grande partie des groupes.

CHAPITRE IV

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU RÔLE DE L'ALIMENTATION AU POLLEN SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DES JEUNES OUVRIÈRES ENGAGÉES

A. — Récolte du pollen.

Nous avons testé des pollens emmagasinés par les Abeilles dans les rayons, des pollens récoltés à la trappe et des pollens récoltés à la main.

Les pollens de rayon étaient facilement extraits des cellules et conservés à 0° C.

Pour la récolte des pollens en pelotes, nous avons utilisé plusieurs systèmes de trappes. Louveau dans sa thèse (1958) a décrit ce procédé. Les trappes s'intercalent entre le plateau et le corps de la ruche. Elles fonctionnent généralement du mois d'avril au mois de septembre. Elles comportent comme élément de capture des pelotes, un grillage métallique vertical à mailles convenables, que les Abeilles doivent franchir pour pénétrer à l'intérieur de la colonie. Les butineuses, chargées de pollen, abandonnent, au passage du grillage, un certain nombre de pelotes, qui tombent dans un tiroir. Le contenu des tiroirs est vidé à la fin de chaque journée. Les échantillons, prélevés des tiroirs, sont débarrassés de leurs déchets : débris d'Abeilles blessées au passage, et de végétaux et entreposés immédiatement à 0° C. Selon l'abondance de la récolte, ils sont séchés aussitôt ou bien tous les deux ou trois jours, dans une chambre maintenue à 38° C pendant 48 heures, puis conservées en boîte close à 0° C. Lors des expériences de mise au point de procédés de séchage, les récoltes, dès leur prélèvement, sont lyophilisées par séchage sous vide à basse température et conservées ensuite au réfrigérateur à 0° C.

Plus tard, nous avons préféré abandonner la méthode de séchage à l'étuve et stocker directement les pollens à — 30° C.

Nous récoltons, à chaque saison, une provision de pollen, sur laquelle nous travaillons toute l'année. Ce sont surtout des pollens d'arbres fruitiers, de Crucifères, de Trèfles, de Châtaigniers. Nous avons, dans la plupart des cas, expérimenté sur des mélanges de pollens.

B. — Importance de la technique de présentation des aliments.

Lors des premiers essais de nourrissage, nous utilisions des pollens séchés entre 37° et 40° C, pendant quarante-huit heures, afin d'éviter des fermentations possibles ; puis ils étaient stockés en chambre froide à 0° C. Ces pollens, finement broyés au *mixer*, étaient *incorporés dans du candi* à diverses concentrations. Les pourcentages ovariens, obtenus au moment des dissections, se révélèrent très variables. Pour une même série d'expériences, ils s'échelonnaient irrégulièrement, sans suivre l'augmentation progressive des concentrations. De plus, pour une même concentration, on observait, dans certaines caquettes, un développement très net du volume des ovaires, tandis que, dans d'autres, on ne pouvait mettre en évidence aucun développement. En outre, les mélanges, qui s'étaient révélés actifs pour des concentrations déterminées, l'étaient beaucoup moins et quelquefois plus du tout, au cours d'essais successifs.

Pour toutes ces raisons, nous avons pensé que les pollens étaient des produits instables, difficiles à manipuler et de conservation très délicate.

Les essais à partir de pollens très frais, mélangés au candi, ne furent pas plus probants.

Nous avons alors complètement abandonné cette technique. Les pollens furent, à partir de ce moment, présentés *séparés du candi*, d'abord tassés au fond des alvéoles d'un morceau de rayon, puis dans des cupules en matière plastique à bord assez haut.

Nous avons examiné l'efficacité de cette méthode sur un très grand nombre de pollens frais, récoltés au cours d'une journée. Ils étaient consommés par les ouvrières sans aucune difficulté ; et les résultats obtenus, avec différents mélanges de pollens en pelotes, furent tous positifs sur le développement de l'ovaire de la jeune Abeille. Nous avons appliqué cette méthode à *des pollens récoltés à la main*, tels les pollens de *Pinus montana*, d'*Alnus glutinosa* et de *Zea mays* en provenance de la firme suédoise A/B KABI ainsi qu'avec des pollens séchés et réduits en poudre fine. Mais nous nous sommes heurtés à quelques difficultés : les Abeilles ne consomment pas ces produits normalement : elles les éparpillent dans les caquettes. Dans le cas des pollens récoltés à la main, très pulvérulents, elles se couvrent de poussières de pollen et meurent le plus souvent près des mangeoires. Toutefois, en ajoutant à ces pollens quelques gouttes de miel, de façon à obtenir une sorte de pâte, comparable par le degré d'humidité aux pollens que les Abeilles déposent dans les rayons, on facilite la prise de nourriture.

Les pollens lyophilisés conviennent mieux aux ouvrières et sont consommés comme des pollens frais. Ils sont hygroscopiques : dès qu'ils sont présentés dans les caquettes, ils absorbent l'eau de l'atmosphère de l'étuve, les grains de pollen s'agglomèrent et les Abeilles consomment facilement le produit obtenu.

Pour uniformiser les méthodes de présentation des aliments, tous les pollens furent présentés mélangés à du miel. Pour augmenter la prise de

pollens peu « apéritifs », les Abeilles étaient affamées et ne recevaient le sucre candi que pendant 5 heures.

C. — Influence des méthodes de séchage sur l'activité biologique des pollens.

Nous avons étudié l'activité de quelques pollens, soumis à différents procédés de séchage.

— Des pollens frais, entreposés au froid à 0° C et à — 10° C, pendant des périodes de temps variables, ont été séchés à des températures comprises entre 33° C et 37° C.

— Des pollens, séchés pendant 48 heures à 40° C, ont été maintenus par la suite, sans précautions, à température ambiante, pendant près de 2 ans.

— Nous avons étudié particulièrement un mélange de pollens récoltés dans le sud-est de la France. Après avoir vérifié son activité biologique sur les ovaires, dès son prélèvement hors de la trappe, il a été séché dans une étuve à 38° C, pendant 6 mois, au cours desquels nous en avons prélevé des échantillons, qui ont été donnés en nourrissement à des Abeilles encagées.

— Dès leur récolte, d'autres pollens ont été desséchés sous vide, à basse température, et conservés, en flacons hermétiquement clos, au réfrigérateur à 0° C.

— Un échantillon de pollen a été exposé au soleil par trois fois, pendant 6 heures.

— Trois mélanges de pollen ont été autoclavés à 120°, pendant quinze minutes, et testés ensuite du point de vue de leur activité sur le développement des ovaires.

L'activité des pollens, ainsi traités, est comparée à l'activité des pollens frais. A chaque série d'essais correspond des témoins nourris de sucre candi.

Les résultats sont figurés au tableau II.

A. — De ce tableau, il ressort nettement qu'un séchage à température peu élevée, ne dépassant pas 40° C pendant 24 ou 48 heures, n'abîme pas les pollens. Les pourcentages un peu plus forts des témoins nourris de pollen frais indiquent une attirance plus forte pour ces mélanges. Les Abeilles consomment beaucoup plus volontiers un pollen frais humide qu'un pollen sec.

B. — Les pollens séchés, conservés à température ambiante pendant plus de 8 mois, restent encore actifs sur les ovaires. Nous n'avons pu comparer leur activité aux témoins nourris de pollen frais.

C. — L'étude du pollen récolté dans le Sud-Est met en lumière l'action d'une conservation au-dessus de 0° C sur l'efficacité de ce mélange. On note, au bout de 4 mois de présence à l'étuve, une baisse très importante du pourcentage d'Abeilles ovigères. A partir de ce moment, les ovaires des Abeilles qui reçoivent ce pollen ne peuvent plus se développer et former des œufs.

D. — La technique de lyophilisation maintient les pollens dans un état

TABLEAU II.

MÉTHODE DE SÉCHAGE.	MODE DE CONSERVATION DES MÉLANGES AVANT SÉCHAGE.	NOMBRE D'ABEILLES ET LEUR AGE.	ANALYSE POLLINIQUE DES MÉLANGES.	TENEUR EN AZOTE	% MOY. D'AB. OVIG. POLLENS SÉCHÉS.	% MOY. D'AB. OVIG. POLLENS FRAIS.	% MOY. D'AB. OVIG. POLLENS CANDI.
A							
33° C pendant 48 h	0° C pendant 20 j.	55 Ab. de 1 j.	Saule. Arbres fruitiers Caryophyllées	% 3,15	% 60	% 100	% 13,3
37° C pendant 24 h	0° C pendant 8 mois	45 Ab. de 2 j.	Sainfoin. Érable. Châtaignier. Crucifères	5,41	53,3	93,3	0
37° C pendant 48 h	0° C pdt 4 mois, 6 mois T. labo	45 Ab. de 3 j.	id.	5,41	60		0
37° C pendant 24 h	— 10° C pdt 9 mois, 15 j.	45 Ab. de 2 j.	Arbres fruitiers. Saules. Pissenlits.	4,71	53,3	86,6	0
37° C pendant 48 h	— 10° C pendant 10 mois	45 Ab. de 3 j.	id.	4,71	73,3		0
B							
T. ambiante pdt 8 mois	40° C pendant 48 h	49 Ab. de 2 j.	Pollen d'origine inconnue.		53,3		0
T. ambiante pdt 12 mois	id.	55 Ab. de 1 j.			66,6		0
T. ambiante pdt 16 mois	id.	60 Ab. de 3 j.			53,3		0
T. ambiante pdt 21 mois	id.	55 Ab. de 1 j.			53,3		0
C							
37° C pendant 15 j.	37° C pdt 2 j. puis 0° C	55 Ab. de 1 j.	Crucifères. Arbres fruitiers. Marronniers	4,59	93,3	100	0
40° C pendant 32 j.	id.	id.					

38° C. pendant 75 j.	id.	id.	90			
38° C. pendant 131 j.	id.	id.	13,3	90	0	
38° C. pendant 181 j.	id.	id.	20			
D						
Après lyophilisation						
1 mois à 0° C	2 j. à 0° C	50 Ab. de 1 j.	Crucifères, Coquelicots.	4,88	80	0
6 mois à 0° C	2 j. à 0° C	55 Ab. de 2 j.	Trèfle blanc	id.	100	0
1 mois à 0° C	1 j. à 0° C	60 Ab. de 1 j.	Crucifères, Coquelicots.	4,26	97,8	0
5 mois à 0° C	1 j. à 0° C	55 Ab. de 1 j.	Ronces	id.	86,6	0
1 mois 1/2 à 0° C	2 j. à 0° C	60 Ab. de 1 j.	Châtaigniers	4,65	97,8	0
5 mois à 0° C	2 j. à 0° C	55 Ab. de 1 j.	id.	id.	100	0
7 mois à 0° C	2 j. à 0° C	80 Ab. de 2 j.	id.	id.	80	0
6 mois à 0° C	7 j. à 0° C	56 Ab. de 1 j.	Arbres fruitiers	4,85	93,3	0
9 mois à 0° C	7 j. à 0° C	45 Ab. de 2 j.	id.	id.	100	0
E						
18 h au soleil	0° C pendant 2 j.	55 Ab. de 1 j.	Crucifères, Marronniers.	5,33	73,3	0
F						
Autoclave 120° C pdt- 15 mn	— 10° C pendant 10 mois	57 Ab. de 1 j.	Pissenlits, Arbres fruitiers, Saules.	4,32	0	0
id.	40° C pdt 48 h et 0° C pdt 2 ans	60 Ab. de 1 j.	Trèfles, Saules, Diplotaxis.	4,14	0	0
id.	0° C	55 Ab. de 1 j.	Alnus récolté à la main	4,10	0	0

parfait de fraîcheur pendant longtemps. Les pourcentages d'Abeilles ovigères sont aussi élevés (80 % à 100 %) que ceux des témoins nourries de pollen frais (100 %). Il n'y a pas de différence dans leur activité biologique, après 1 et 9 mois de traitement.

E. — Les pollens exposés en couche mince au soleil, pendant une durée totale de 18 heures, restèrent aussi actifs que les témoins non exposés.

F. — Une température plus haute, de 120° C, pendant un temps plus court (15 minutes), rend les pollens complètement inactifs. Les Abeilles consomment d'ailleurs avec beaucoup de difficulté les pollens autoclavés. Dans les cas où les dissections révélèrent une prise de nourriture, facilement repérable par la couleur brune du jabot et du rectum, nous n'avons jamais constaté l'apparition d'œufs dans les ovaires. Il se pourrait que le peu d'attraction de ces pollens soit en rapport avec les faits rapportés par DE GROOT. Il signale que plusieurs auteurs (SWANSON et CLARK, 1950 ; ALMQUIST, 1951 ; BIGWOOD, 1952) ont étudié les réactions qui apparaissent lors de la mise en autoclave de solutions aqueuses concentrées, d'acides aminés et de sucre. Ces auteurs suggèrent qu'une fraction des sucres se combinent intimement aux acides aminés, pour donner une combinaison chimique résistante à la digestion. Ces réactions entre sucres et acides aminés, connues sous le nom de réaction de MAILLARD, ont été également étudiées par CREMER (1951) et par TAUFEL et IRVANSKY (1952). Il n'y aurait rien d'impossible à ce que les sucres et les acides aminés des pollens étudiés soient entrés en contact pour donner des produits indigestes *ou tout simplement d'un goût répulsif*. A. MAURIZIO pense que ce serait peut-être aussi la cause des échecs enregistrés avec certaines farines de soja. DE GROOT estime, au contraire, que le peu d'efficacité, sur la longévité, des mélanges d'acides aminés en solution dans l'eau sucrée, portée à l'ébullition sous reflux, pendant 5 minutes, ne provient pas de la formation de telles combinaisons, puisque les résultats obtenus sur la croissance sont significatifs.

Conclusion. — Nos résultats sont en accord avec les derniers essais d'A. MAURIZIO publiés sur cette question en 1957 mais non avec ceux de 1954, qui donnent un résultat inverse pour des pollens conservés à l'état sec pendant 3 mois à température ambiante ou séchés directement au soleil. Plus tard, en desséchant des pollens à température ordinaire, en lumière infra-rouge, en lumière directe du soleil, par lyophilisation et stockage à la glacière, elle conclut qu'aucun des modes de dessiccation n'influence l'activité biologique des pollens d'une façon sensible. Cependant, avec les pollens lyophilisés, les développements des glandes hypopharyngiennes, des corps gras et des ovaires, seraient plus faibles. Nous n'avons rien remarqué de semblable avec les pollens lyophilisés, qui restent aussi actifs que les pollens frais.

D'après HEJTMANEK (1933) et SVOBODA (1940), l'activité biologique d'un pollen de noisetier séché diminue après une année de conservation.

SCHAEFER et FARRAR (1941-1946), WOODROW (1948) utilisèrent aussi des

pollens récoltés à la trappe et séchés par des procédés spéciaux. Ils constatèrent qu'ils gardaient encore leur efficacité sur de petites colonies, du point de vue de la production de couvain.

De Groot (1953) indique que des pollens de trappe, conservés à l'état sec pendant 2 ans, ne perdent pas leur valeur nutritive dans les expériences de longévité ; mais les pollens chauffés pendant 48 heures à 80° C n'augmentent plus la longévité.

Les pollens sont donc des substances relativement stables, conservées sans précaution spéciale, après un séchage rapide à 40° C, ils sont encore actifs sur le développement des œufs au bout d'un an. Ils sont surtout sensibles à des températures de plus de 100° C et même lors de chauffage prolongés, à des températures ne dépassant pas 45° C.

D. — Expériences d'alimentation avec des pollens fermentés.

Parmi les pollens récoltés au cours d'une saison apicole, nous en avons gardé qui n'ont pas subi des manipulations de séchage et qui ont été conservés directement en chambre froide, à 0° C ou à la température du laboratoire, pendant plusieurs mois. Des échantillons de ces mélanges sont ensuite prélevés à des intervalles de temps irréguliers et examinés du point de vue de leur activité biologique sur l'ovaire de la jeune Abeille.

Ces pollens, qui se présentent à des degrés divers de fermentation, manifestés par le développement d'une odeur forte, attirent plus fortement les ouvrières que les pollens séchés et leur consommation entraîne un développement très net du tractus génital de l'ouvrière. L'efficacité de ces

TABLEAU III

N° DES SÉRIES.	NOMBRE D'AB. PAR CAGETTE.	AGE DES ABEILLES.	NOURRITURES ADMINISTRÉES.	% MOY. D'AB. OVIGÈRES.
1	55	1 j.	Sucre candi	% 0
2	55	1 j.	Pollen frais en pelotes	100
3	53	1 j.	Pollen resté 4 mois à 0° C	93,3
4	50	2 j.	Pollen resté 8 mois à 0° C	80
5	56	1 j.	Pollen resté 10 mois à 0° C	86,6
6	55	1 j.	Pollen resté 16 mois à 0° C	90
7	47	1 j.	Pollen resté 3 mois à T. ambiante	84,9
8	50	1 j.	Pollen resté 6 mois à T. ambiante	86,6
9	40	1 j.	Pollen resté 8 mois à T. ambiante	66,6
10	60	1 j.	Pollen resté 13 mois à T. ambiante	80
11	48	1 j.	Pollen de rayon sortant de la ruche	76,6
12	55	1 j.	Pollen de rayon resté 4 mois à 0° C	66,6
13	45	1 j.	Pollen de rayon resté 27 mois à 0° C	25
14	60	1 j.	Pollen de rayon resté 15 j. à T. amb.	86,6
15	55	1 j.	Pollen de rayon resté 6 mois à T. amb.	53,3

pollens a été mise en parallèle avec celle des pollens emmagasinés dans les cellules des rayons, extraits des alvéoles dès la sortie des cadres hors de la ruche.

Nous avons ainsi examiné, dans le tableau III, un mélange de pollen non séché, gardé à 0° C et à température ambiante pendant plus d'un an, ainsi que des pollens de rayons, conservés dans les mêmes conditions.

Des résultats qui figurent au tableau, il ressort que les pollens qui se trouvent dans un certain état de fermentation, soit artificielle (pollens gardés humides pendant plusieurs mois au réfrigérateur), soit naturelle (pollens de rayon), dans lesquels l'Abeille ajoute des sécrétions salivaires, sont particulièrement actifs sur les ovaires des jeunes Abeilles encagées.

On n'observe pratiquement pas de différence, dans les pourcentages ovariens, entre les pollens frais et les pollens conservés durant seize mois à 0° C et pendant treize mois à la température du laboratoire. La différence de 20 % remarquée au cours de cette comparaison correspond aux variations normalement enregistrées dans les pourcentages d'Abeilles-témoins, recevant une nourriture comparable pendant le même temps.

Il nous est plus difficile de confronter les pollens de rayons, parce qu'on ne sait pas exactement depuis combien de temps les Abeilles les ont récoltés. Les pollens testés aussitôt après leur sortie de la ruche sont aussi actifs sur le développement des œufs que ceux qui ont été maintenus pendant quinze jours à température ambiante. Mais, d'après les résultats correspondant au numéro 13 du tableau, il semble que, passé un certain stade de fermentation en dehors de la ruche, le pollen de rayon ne permette plus l'ovogenèse chez la jeune Abeille.

Dans la ruche, le pollen doit rester actif pendant très longtemps, bien qu'il subisse des transformations importantes. En effet, sous l'action de la température interne de la colonie (34-35°) et celle des ferments salivaires ajoutés par l'Abeille, le pollen se transforme en une sorte d'aliment pré-digéré, comparable jusqu'à un certain point à la gelée royale.

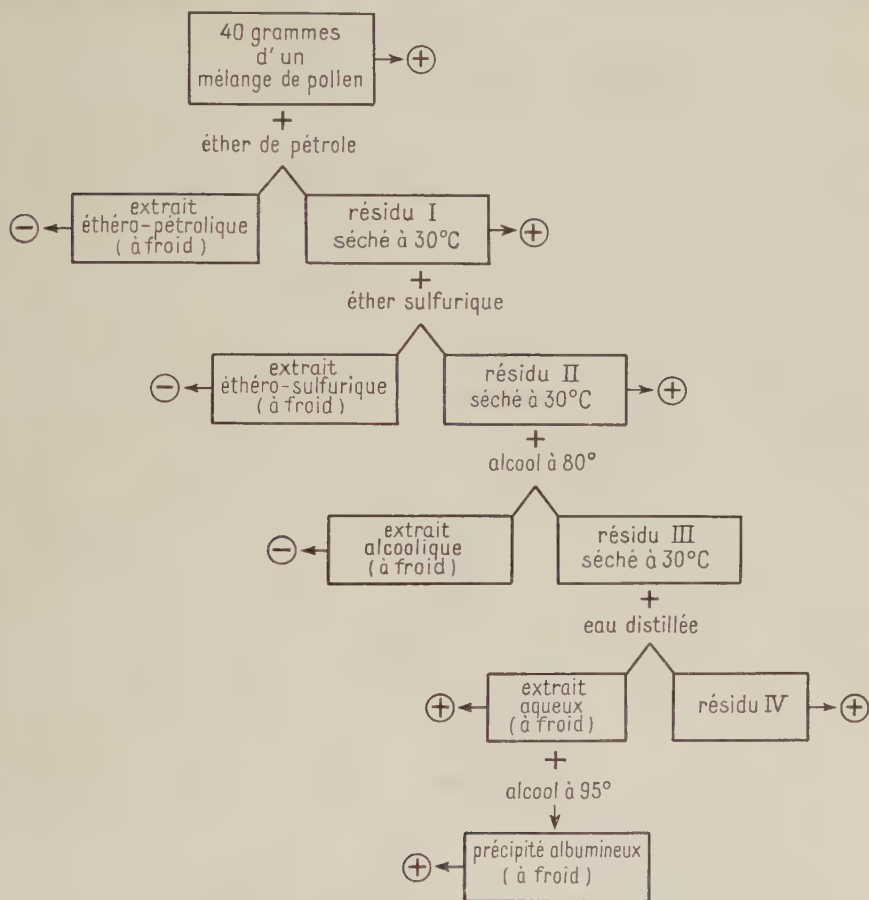
On ne sait pas exactement ce qui se passe dans un tel milieu. Il se peut qu'il s'y trouve des champignons ; mais ils ne peuvent fructifier normalement, puisqu'il est assez rare d'observer des proliférations cryptogamiques sur les pollens. Dans certains cas cependant, les pollens emmagasinés moisissent. Les pollens en pelotes et en rayons renferment aussi de nombreuses levures ; mais actuellement il est impossible de dire si les processus de fermentation sont maintenus à un certain niveau par les ouvrières ; si elles accélèrent ces processus, ou si encore elles les orientent dans une direction particulière.

E. — Expériences d'alimentation avec des extraits de pollens.

I. — MÉTHODES DE FRACTIONNEMENT

a) Extraction par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique à froid.

— Les extractions par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique ont été réalisées sur des mélanges de pollen, récoltés à la trappe, conservés à



SCHEMA 1. — Fractionnements d'un mélange de pollen.

+ fractions actives sur l'ovogénèse.

— fractions inactives.

— 15°. Leur teneur en azote s'élevait à 4,57 %, exprimée en poids sec de pollen, c'est-à-dire qu'ils étaient riches en protéines. Nous avons, au début de chaque expérience, vérifié leur activité sur le développement des ovaires. A partir de 40 g de pollen actif, nous avons effectué des fractionnements

classiques par l'éther de pétrole, l'éther sulfurique, l'alcool et l'eau. Le schéma n° 1 donne un résumé d'ensemble de ces recherches.

Dans certains cas, nous avons procédé à l'extraction séparément sur deux échantillons de pollen, soit en présence d'éther de pétrole, soit en présence d'éther sulfurique.

Les liqueurs obtenues sont concentrées par évaporation, à température ambiante, dans un violent courant d'air. On calcule le poids d'extrait obtenu dans 1 cm³ des liqueurs concentrées. On en déduit la quantité totale d'extrait.

D'après les résultats des expériences sur les consommations maxima de pollen, on a évalué (largement) à 4 g la quantité totale de pollen actif à 4 % d'azote, entièrement consommé par 55 Abeilles. Nous utilisons un poids d'extrait correspondant à 4 g de pollen. Ces extraits sont incorporés à un support azoté. Nous avons choisi un pollen de Pin, dans lequel nous avons ajouté de la caséine en quantités bien déterminées. La teneur en azote du pollen de *Pinus montana*, en provenance de la firme suédoise AB/KABI, récolté artificiellement à la main, s'élève à 2,2 %. Donné seul à de jeunes Abeilles, il ne provoque pas l'apparition des œufs dans leurs ovaires. La teneur en azote de la caséine (dévitaminée en vita B) — employée dans toutes nos expériences s'élève à 16 %. Donnée en nourrissement, elle provoque l'apparition des œufs dans les ovaires des Abeilles encagées. *Nous avons choisi la composition du mélange Pin-caséine, de façon que les Abeilles reçoivent une quantité d'azote juste nécessaire pour maintenir leurs poids sans qu'apparaissent des œufs dans leurs ovaires.*

Le support Pin-caséine se compose de 2 g de pollen de Pin et de 500 mg de caséine. Dans quelques essais nous avons utilisé 700 mg de caséine. Le premier support présente une teneur en azote totale de 0,12 %, exprimée en poids sec de pollen de Pin et de caséine et de 0,15 % dans le deuxième cas. La teneur totale, calculée pour 4 g de pollen actif, correspond à 0,16 %, c'est-à-dire qu'elle est un peu plus élevée que le pourcentage du mélange Pin-caséine ; mais cela a peu d'importance, car les chiffres des teneurs en azote du pollen sont établis pour des consommations maxima.

Les lipides du pollen, mélangés au support avec un peu de miel, sont présentées dans des cupules en matière plastique dès le deuxième jour de l'encagement et pendant toute la durée de l'expérience. Elles sont renouvelées au fur et à mesure de leur consommation. En outre, du candi et de l'eau sont ajoutés dans les cagettes. On offre également aux ouvrières les résidus des pollens partiellement dégraissés par cette méthode et légèrement humectés avec du miel.

A chaque série d'expériences correspondent des témoins nourris de candi et de miel, de candi seul, d'un mélange Pin-caséine-miel, et des témoins nourris de pollens non dégraissés.

Avant d'entreprendre ces expériences, nous avons préalablement vérifié que les solvants utilisés n'abîmaient pas les pollens. Ceux-ci, laissés en présence des solvants pendant 48 heures, après évaporation complète

des produits volatils, gardent leur activité et donnent les mêmes pourcentages d'Abeilles ovigères que les témoins.

Nous avons obtenu, avec un pollen mis en présence d'éther sulfurique, 93,3 % d'Abeilles ovigères, et, en présence d'acétone, le même pourcentage. Le témoin présentait 100 % d'Abeilles ovigères.

Les résultats des fractionnements sont groupés dans le tableau IV.

TABLEAU IV

NOURRITURES ADMINISTRÉES SÉPARÉES DU CANDI.	NOMBRE DE SÉRIES.	NOMBRE D'ABEILLES.	% MOYENS D'ABEILLES OVIGÈRES.
Miel	4	50	% 0
Pin — Caséine — Miel			
2 g — 500 g	2	50	6,65
2 g — 700 g	2	50	3,3
Pin — Caséine — Miel			
2 g — 500 g + ext. EP	2	53	0
2 g — 700 g + ext. EP	2	50	6,65
Pin — Caséine — Miel			
2 g — 500 g + ext. EE	2	50	0
2 g — 700 g + ext. EE	2	50	3,3
Pollens dégraissés EP — EE			
partiellement EP	1	48	86,6
id. EE	3	50	75,5
	2	50	60
Pollens intacts	5	50	69,5
(EP : éther de pétrole ; EE : éther éthylique ; ext. : extrait.)			

De ce tableau il résulte que les pollens, dégraissés en partie par ces solvants et privés de leurs vitamines liposolubles, restent aussi actifs sur l'ovogenèse que les pollens témoins.

Les extraits lipidiques administrés sur le support Pin-caséine ne permettent pas l'apparition des œufs. DE GROOT (1953) arrive à la même conclusion en ce qui concerne la durée de vie. Un pollen de trappe extrait au soxhlet en présence d'éther pendant 16 heures garde la même activité sur la longévité que le pollen non extrait. Les composés éthéro-solubles n'augmentent pas la durée de vie.

b) Extraction par l'alcool bouillant. — Nous avons extrait des pollens au soxhlet par l'alcool à 95°, pendant 3 h 30. Nous sommes partie de 4 g de deux échantillons de pollen — un pollen récolté à la trappe, comme précédemment, et qui correspondait à un mélange de différentes pelotes — et un pollen stocké dans les rayons. Ces deux pollens étaient actifs sur la différenciation des œufs dans les ovaires de la jeune Abeille, avant leur traitement à l'alcool bouillant. Nous avons renouvelé l'expérience sur chacun des deux échantillons. Les jus alcooliques recueillis sont évaporés au bain-marie, sous vide, en présence de pierre ponce, puis concentrés à l'étuve à vide, à 35° C, et mélangés au support azoté Pin-caséine.

Nous n'avons pas davantage obtenu d'Abeilles ovigères avec ces extraits ; mais les pollens ainsi traités sont beaucoup moins actifs que les témoins (sauf dans un cas). Cette méthode, beaucoup plus brutale que la première, a abîmé les pollens. Pour cette raison, nous l'avons abandonnée.

Les extraits obtenus par ces deux méthodes n'agissent pas sur l'ovogenèse.

c) Extraction par l'alcool à 80°. — Sur un de ces pollens (résidu II) imparfaitement délipidé par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique, nous avons continué les extractions par l'alcool à 80°, à froid, pendant plusieurs jours (schéma 1). Cette méthode permet d'extraire les petites molécules, tels des acides aminés libres, des oses et des vitamines. Les liqueurs alcooliques réunies sont filtrées et concentrées à la température ambiante au moyen d'une puissante ventilation. La quantité obtenue d'extraits secs alcooliques est ramenée à 4 g de pollen, mélangée au support Pin-caséine, pour être présentée aux ouvrières.

d) Extraction par l'eau bidistillée. — Sur le résidu III de l'extraction alcoolique, séché à 30° C, nous ajoutons de l'eau bidistillée froide, pour extraire les protéines à plus longue chaîne moléculaire et les peptides. Après plusieurs extractions, l'extrait aqueux total est lyophilisé. On obtient un produit très hygroscopique, qui, mélangé à du miel, est facilement administré aux jeunes Abeilles et bien consommé par elles. Les résultats des extractions *c* et *d* sont les suivants :

Témoin sucre candi-miel.....	0 %	d'Abeilles ovigères.
Résidu II	86,6 %	id.
Extrait alcoolique support azoté	8,3 %	id.
Support azoté pin-caséine.....	0 %	id.
Extrait aqueux lyophilisé.....	60 %	id.
Résidu IV	93 %	id.

L'extrait alcoolique ne déclenche pas l'ovogenèse. Par contre, l'extrait aqueux la favorise. Nous avons continué sur la fraction aqueuse des pollens.

Étude de la fraction aqueuse des pollens.

La fraction aqueuse des pollens a été réalisée à plus grande échelle à partir de pollens d'arbres fruitiers *très frais*. Ceux-ci sont récoltés tous les jours au moyen d'une trappe à pollen et aussitôt traités. On fait macérer les pollens dans l'eau, pendant vingt-quatre heures, à 1° C. La liqueur aqueuse est trouble et jaunâtre ; on lui ajoute de l'alcool distillé à 95° C dans les proportions d'un volume d'eau pour un volume et demi d'alcool et on attend, en chambre froide, l'apparition du précipité floconneux albumineux. Les pollens renferment en moyenne 1,2 % de ces précipités. Celui-ci est filtré, puis séché à 37° C. Nous avons appliqué la même méthode pour des pollens extraits des rayons. Les Abeilles, nourries avec ces précipités, ont présenté, au bout de 15 jours, des ovaires énormes, avec de nombreux œufs : stades 4 et 5.

De l'étude de ces extractions il ne semble pas que la fraction des graisses obtenues, ainsi que les vitamines liposolubles jouent un rôle important dans l'ovogénèse. DE GROOT signale aussi que les composants étherosolubles ne contribuent pas à augmenter la durée de vie. Les pollens ou les précipités albumineux dégraissés partiellement avec précaution, sans chauffage excessif, permettent la formation des œufs dans l'ovaire de l'ouvrière. Des extractions d'une durée de plusieurs heures à chaud les abiment. Ces résultats sont d'ailleurs en rapport avec ceux que l'on obtient lors des expériences de mise en autoclave. *L'étude des extractions aqueuses et l'efficacité du précipité albumineux indique que l'ovaire est sensible à une alimentation protéique.* Afin de confirmer ces premières données, nous avons entrepris l'examen d'un pollen particulièrement riche en azote.

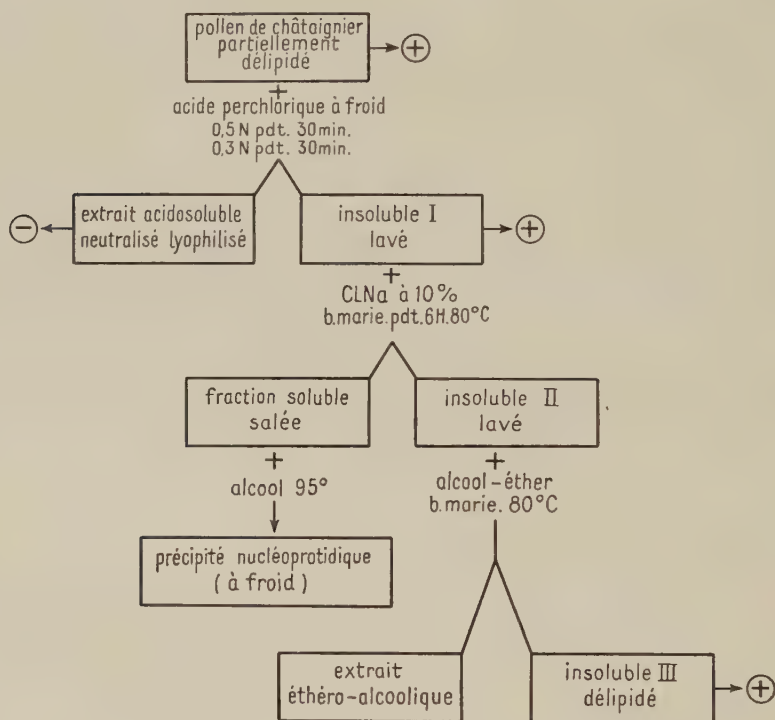
TABLEAU V.

NATURE DES PRÉCIPITÉS ALBUMINEUX DE POLLEN.	NOMBRE DE SÉRIES.	NOMBRE D'ABEILLES.	POURCENTAGE D'ABEILLES OVIGÈRES.
<i>En pelotes</i> : Intacts	4	55	63,3
Dégraissés à fond	3	55	4,4
(à froid : éther, acétone ; à chaud : alcool bouillant)			
Dégraissés	2	55	46,6
(80° C alcool-éther)			
Extrait éthero-alcoolique + support azoté	2	55	0
<i>De rayons</i> : Intacts	5	55	59,9
Dégraissés	2	55	46,6
(80° C alcool-éther)			
Extrait éthero-alcoolique + support azoté	2	55	6,6
Support azoté Pin — Caséine — Miel)	2	55	23,3
Témoin candi + miel	5	55	6,6

II. — FRACTIONNEMENT D'UN POLLEN DE CHÂTAIGNIER

Nous avons travaillé avec un pollen de Châtaignier, présentant une teneur en azote de 4,77 % en poids sec de pollen. Après avoir été traité par l'éther de pétrole à froid, puis par l'éther sulfurique au Kumagawa à 37° C, nous avons extrait les protéines par différents procédés.

a) Extraction par l'acide perchlorique. — L'extraction a été réalisée dans quatre tubes de centrifugation, contenant chacun 2 g de pollen délipidé (schéma 2).



SCHEMA 2. — Fractionnements d'un pollen de Châtaignier.

a) Extraction par l'acide perchlorique.

+ Fractions actives sur l'ovogenèse.

— Fraction inactive.

Voici, sous forme de tableau, les résultats obtenus sur les ovaires des jeunes ouvrières d'Abeilles :

Dans ce tableau VI on retrouve les résultats déjà signalés à propos des premières extractions par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique, à savoir que ces extraits n'agissent pas sur l'ovogenèse. Le pollen, délipidé partiellement par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique, reste actif : 53,3 %

TABLEAU VI.

NOURRITURES ADMINISTRÉES SÉPARÉES DU CANDI.	NOMBRE DE SÉRIES.	NOMBRE D'ABEILLES.	POURCENTAGE D'ABEILLES OVIGÈRES.
Pollen intact	1	55	%
Témoin candi + miel	1	45	90
Support Pin — caséine + miel	1	45	0
Extrait EP + support	1	45	0
Extrait EE + support	1	45	0
Pollen délipidé par EP et EE	1	55	0
Support Pin — caséine + miel	1	55	53,3
Acido-soluble + support	1	55	13,3
Insoluble I	1	55	0
Insoluble III délipidé	1	25	40
			86,6

d'Abeilles ovigères. L'insoluble III, entièrement délipidé par les extractions successives au mélange alcool-éther, n'a pas été abîmé, il est très actif. Il ne nous a pas été possible de le tester sur plus de 25 Abeilles, car nous disposions de très peu d'insoluble. Les ouvrières ont consommé entièrement les 378 mg distribués, ce qui correspond, en tenant compte de l'absence de mortalité dans cette cage, à une consommation par Abeille de 15 mg, 2 de résidu, pour une durée de 7 jours. Les Abeilles ont été disséquées 15 jours après leur mise en cage.

La fraction acido-soluble n'est pas active, bien que les Abeilles en aient consommé le mélange. Ce fait vient corroborer les premiers résultats de l'extraction alcoolique à 80° C et nous permet de conclure que le *développement ovarien ne paraît pas influencé par les petites molécules azotées et sans doute non plus par les vitamines hydrosolubles.*

Les résultats obtenus avec le résidu III final indiquent qu'il faut attribuer aux protéines à longue chaîne moléculaire le déclenchement de l'ovogenèse; mais nous ne pouvons nous prononcer sur leur nature. Nous avons d'autre part signalé qu'il nous a été impossible de donner en nourrissage le précipité nucléoprotéinique.

b) Extraction par l'acide trichloracétique. — Elle est résumée par le schéma 3. Les résultats figurent dans le tableau VII, dans l'ordre chronologique des opérations. D'après ce tableau, les graisses extraites par l'alcool-éther et les vitamines liposolubles ne provoquent pas l'ovogenèse comme dans les précédents résultats. On obtient 20 % d'Abeilles ovigères, c'est-à-dire que le pourcentage reste inférieur à la limite positive, fixée à 33,3 % (ce chiffre, correspondant au tiers des Abeilles prélevées, représente la limite inférieure du développement ovarien de la population. C'est la proportion trouvée d'habitude chez les Abeilles orphelines qui ne reçoivent que du sucre.) L'insoluble, délipidé par l'alcool-éther, reste actif, puisque 86,6 %

TABLEAU VII.

NOURRITURES ADMINISTRÉES SÉPARÉES DU CANDI.	NOMBRE DE SÉRIES.	NOMBRE D'ABEILLES.	POURCENTAGE D'ABEILLES OVIGÈRES.
Pollen délipidé par EP et EE	1	35	% 73,3
Témoin candi + miel	2	35	0
Support Pin — caséine + miel	1	35	33,3
Acido-soluble + support	1	35	33,3
Insoluble délipidé II	1	35	86,6
Support Pin — caséine + miel	1	35	13,3
Extrait alcool-éther + support	1	35	20
Précipité nucléoprotidique	1	35	20
Insoluble III	1	35	73,3

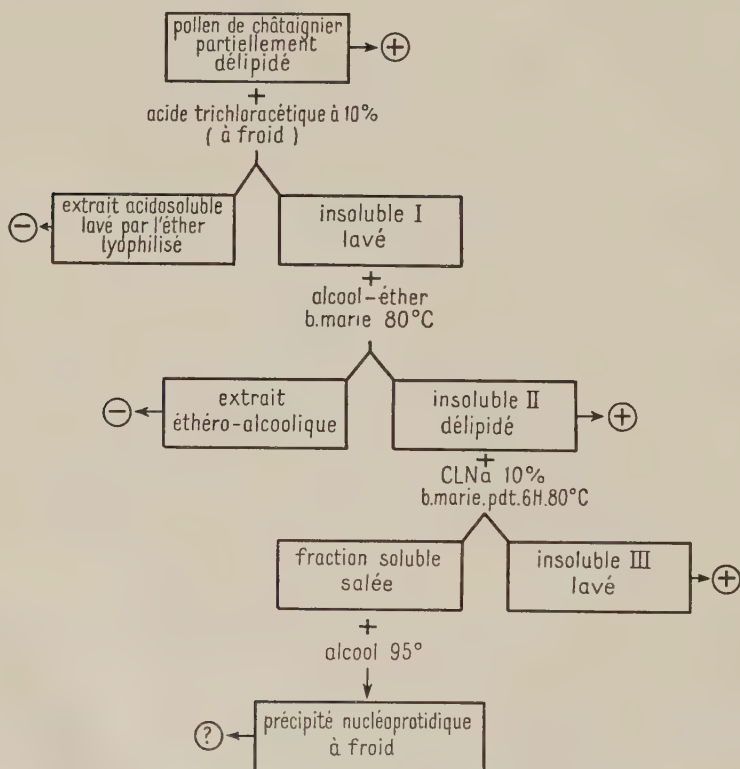


SCHÉMA 3. — Fractionnements d'un pollen de Châtaignier.

b) Extraction par l'acide trichloracétique.

+ Fractions actives sur l'ovogenèse.

- Fractions inactives.

Les résultats sont résumés dans le tableau n° VII ; dans l'ordre chronologique des opérations.

des ovaires sont matures. Les résultats concernant la fraction acido-soluble sont moins nets que dans le cas de l'extraction par l'acide perchlorique ; mais ils sont en rapport avec l'augmentation légère de l'activité du support azoté. Quant aux effets du précipité nucléoprotidique, nous ne pouvons certifier son inefficacité sur l'ovaire, à cause de la très petite quantité obtenue.

Par contre, l'insoluble final accélère l'apparition des œufs, comme l'insoluble III des extractions à l'acide perchlorique. Ainsi, il se confirme de plus en plus que le développement de l'ovaire est provoqué par une ou plusieurs protéines à longue chaîne contenues dans les pollens.

Afin de préciser leur nature, nous avons, à partir du pollen de Châtaignier délipidé, entrepris une extraction saline dans le but de séparer d'une part les glutélines et prolamines, et d'autre part les albumines des globulines.

c) Extraction par une solution de chlorure de sodium. — Elle est résumée par le schéma 4. Nous n'avons pu obtenir de précipité correspon-

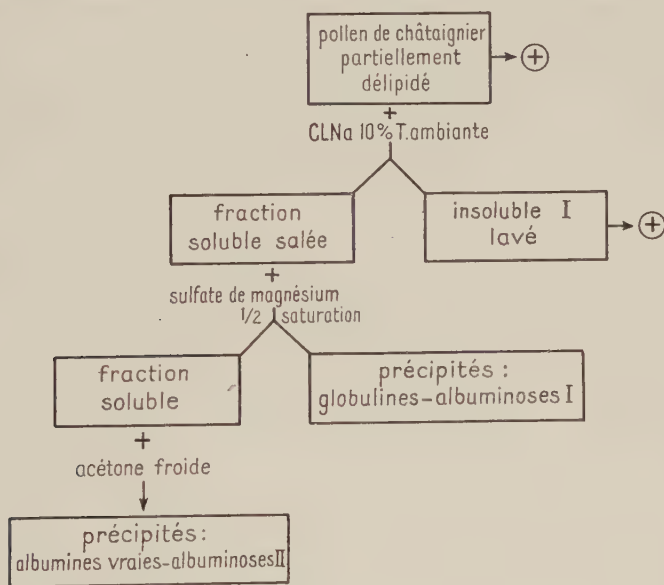


SCHÉMA 4. — Fractionnements d'un pollen de Châtaignier.

c) Extraction par une solution de chlorure de sodium.

+ fraction active sur l'ovogénèse.

dant aux globulines. Nous pensons que nous sommes parties de trop petites quantités de pollen, ou que celles-ci existent en faible proportion dans le pollen utilisé.

Avec le résidu I de l'extraction saline, 80 % d'Abeilles ont des ovaires avec des œufs, alors qu'avec du sucre seul, 13,3 % seulement présentent des ovaires développés.

DE GROOT (1953) signale que les albumines et les globulines (ainsi que les résidus de pollen) exercent une influence sur la longévité mais à un degré moindre que des pollens intacts. Il n'est donc pas impossible de supposer qu'elles sont actives aussi sur l'ovaire de la jeune Abeille, mais il ne nous a pas été possible de le vérifier.

F. — Alimentation des ouvrières et caséine.

Les expériences relatives aux extraits de pollen confirment l'importance des protéines pour le mûrissement des œufs dans les ovaires de la jeune Abeille. Leur rôle a été mis en lumière par plusieurs auteurs, déjà mentionnés au cours de ce travail : SOUDEK, SVOBODA, HAYDAK, MUSSBICHLER, DE GROOT, MAURIZIO.

Il nous a paru nécessaire de vérifier la possibilité d'un remplacement intégral du pollen par des caséines de différentes provenances, vitaminées ou non. On se souvient que ces dernières substances ont été utilisées lors des expériences de substitution du pollen, sans donner de résultats bien nets. Nous ne nous étendrons pas de nouveau sur ces travaux, que nous avons résumés au chapitre concernant les données bibliographiques. Nous rappellerons seulement le travail de DE GROOT (1953) et celui de E. BACK (1955-1956) ; mais il nous paraît particulièrement important de reprendre ceux qui ont traité ce problème exclusivement du point de vue du développement de l'ovaire, notamment ceux de MUSSBICHLER (1952) et d'A. MAURIZIO (1954).

DE GROOT étudia l'action d'une nourriture au candi, supplémentée soit avec 20 % de pollen, soit avec 10 % de caséine d'Hammarsten sur l'augmentation de poids et de la teneur en azote d'Abeilles encagées respectivement à 30° et à 25° C. Il conclut qu'un régime additionné de caséine permet à l'Abeille ouvrière d'élever son poids et sa teneur en azote à un niveau normal, même à 25° C. Cependant, les courbes obtenues avec cette caséine sont situées au-dessous de celles qui représentent les nourrissements au pollen.

Cet auteur obtient, d'autre part, une augmentation de la longévité avec la caséine d'Hammarsten à certaines concentrations, ainsi qu'avec la caséine Labco dévitaminée ; mais il ne peut affirmer de façon certaine si ce sont les protéines seules qui en sont responsables, étant donné que, même « dévitaminées », elles peuvent contenir encore des traces de vitamines.

E. BACK, étudiant l'action des vitamines, a examiné l'efficacité de caséines vitaminées et non vitaminées, à la concentration de 5 % ; a) sur le développement des glandes céphaliques, b) sur la durée de vie des ouvrières. Leur action n'est pas comparable en ce qui concerne ces deux points.

— Les Abeilles nourries de caséine vivent un peu moins longtemps que celles qui reçoivent du pollen d'Aulne intact.

— Avec la caséine, supplémentée en vitamines B, les glandes hypopharyngiennes se développent très nettement, comparativement à celles qui sont nourries exclusivement de caséine dévitaminée. Cependant, avec la caséine privée de ses vitamines, les glandes se développent légèrement plus qu'avec un régime comportant du sucre seul. Les Abeilles sont capables d'élever un peu de couvain et d'operculer les cellules des larves prises en élevage. *Mais le nombre de cellules operculées est plus grand, lorsqu'elles reçoivent de la caséine supplémentée en vitamines.*

A. MUSSBICHLER (1952) a recherché si la caséine présentait, pour l'accroissement des ovaires et le développement des œufs, une source azotée de valeur. Des Abeilles, écloses en étuve, recevaient pendant trois semaines de l'eau sucrée seule, de l'eau sucrée additionnée de caséine d'Hammarsten, de l'eau sucrée additionnée de caséine dévitaminée d'Hoffmann-La Roche, de l'eau sucrée et du pollen. Dans tous les cas, les Abeilles présentaient des ovaires avec des œufs. Il conclut que, non seulement le pollen, mais aussi les deux sortes de caséines sont propres au mûrissement des œufs.

A. MAURIZIO (1954), examinant, comme BACK, l'action des vitamines sur la longévité et le développement des ovaires, des glandes hypopharyngiennes et des corps gras, utilisa, comme régime de base azotée, trois caséines dévitaminées, de la firme Wander, Difco et des laboratoires Hoffmann-La Roche. Elle n'obtint pas de développement ovarien avec ces trois caséines, mélangées, dans les proportions de 2 %, à du candi ou à du dextrose.

Ce n'est qu'avec la caséine Wander, à la concentration de 3 %, contenue dans une solution de dextrose, que les œufs apparaissent dans les ovaires. Les valeurs moyennes des stades obtenus dans cette expérience sont de 3,25, la valeur limite théorique étant fixée à 3. En tenant compte des chiffres obtenus pour les glandes et les corps gras, l'auteur établit, en y joignant les chiffres relatifs aux ovaires, une évaluation moyenne de l'état physiologique, de 3,32. La valeur limite théorique étant fixée dans ce cas à 2,83. Avec la caséine dévitaminée d'Hoffmann-La Roche en solution dextrosée, les valeurs moyennes des stades sont égales à 1. Elle ne retrouve donc pas les résultats de MUSSBICHLER, concernant la caséine d'Hoffmann-La Roche, bien que les méthodes mises en œuvre soient comparables. Mais A. MAURIZIO n'est pas seule à aboutir à de semblables contradictions. Nous en avons aussi enregistré, tout au moins au début de nos recherches, en mélangeant au candi de la caséine dévitaminée, des laboratoires Byla, dans les proportions de 5 %, ou encore en la présentant séparée, mélangée à du miel, tassée dans les alvéoles d'un morceau de rayon. Ces échecs provenaient d'une mauvaise consommation des nourritures. Le mélange caséine-miel se dessèche rapidement en étuve, et il faut surveiller journalièrement son aspect et l'humidifier, lorsqu'il devient trop dur. *Cet inconvénient ne se produit pas dans les expériences de nourrissement au pollen.* Nous avons recommencé avec différentes caséines, vitaminées et non vitaminées. Les unes provenaient soit des laboratoires Byla, soit d'une

firme américaine (1), les autres nous ont été envoyées par A. MAURIZIO. Il s'agit des caséines dévitaminées Hoffmann-La Roche et Crasselt. Signalons que la caséine Hoffmann-La Roche se présente sous la forme de gros granules, impropres à la consommation immédiate par les Abeilles. Il faut la broyer finement et la tamiser avec soin avant de l'offrir aux ouvrières.

Les différentes caséines ont été présentées séparées du candi mélangées à du miel, et humectées chaque jour. Pour régulariser la prise de nourriture, les ouvrières ne recevaient le sucre candi que pendant 5 heures par jour.

Pour vérifier les hypothèses émises au sujet des pollens autoclavés, et de la réaction de Maillard, deux caséines (Byla et Hoffmann-La Roche) ont été autoclavées pendant 20 minutes à 120° C et administrées ensuite aux ouvrières.

Nous avons testé aussi de la levure de bière mélangée à du miel. Les Abeilles consomment plus volontiers la levure que les différentes caséines examinées.

TABLEAU VIII.

NOMBRE D'ABEILLES PAR CAGETTE.	AGE DES ABEILLES.	NATURE DES CASÉINES ADMINISTRÉES.	% MOYENS D'ABEILLES OVIGÈRES.
50 à 60	7 à 3 j.	Témoins candi + miel séparé	% 0
50 à 60 50 à 60 55	1 à 3 j. 1 à 2 j. 1 j.	Caséine dévitaminée spéciale Byla Caséine vitaminée Byla Caséine dévitaminée autoclavée	72,65 68,28 60
55 à 58 58	1 j. 1 j.	Caséine dévitaminée Hoffmann-La Roche Caséine dévitaminée autoclavée	86,6 90
55	1 j.	Caséine dévitaminée Crasselt	40
55	1 j.	Caséine dévitaminée américaine	53,3
55	1 j.	Levure de bière	80

Nos derniers résultats diffèrent sensiblement de ceux d'A. MAURIZIO, en ce qui concerne l'efficacité de la caséine Hoffmann-La Roche, dont la valeur nutritive sur l'ovaire égale celle d'un pollen de bonne activité, et confirment les travaux de MUSSBICHLER. L'échec de MAURIZIO tient sans doute encore dans ce cas à la technique employée.

(1) *Nutritional Biochemicals corporation, Cleveland, Ohio.*

Par contre, avec la caséine Crasselt, les pourcentages d'Abeilles ovigères, sont moins élevés : 40 %, à peine supérieurs à la limite fixée de 33,3 %.

La caséine dévitaminée Byla est aussi efficace que la caséine vitaminée, confirmant ainsi le rôle primordial joué par les protéines. Les vitamines ne paraissent pas, tout au moins dans le cas des caséines non traitées, exercer une action sur l'ovogenèse de la jeune Abeille. Leur rôle n'est pas encore éclairci.

Alors que les pollens autoclavés deviennent inefficaces en ce qui concerne les modifications de l'ovaire et l'apparition des œufs, nous n'avons pas constaté de différences dans les pourcentages d'Abeilles ovigères entre les caséines autoclavées et celles qui ne l'étaient pas. Ces résultats confirment nos conclusions : les sucres des pollens agissent sur les acides aminés pour donner des combinaisons impropres aux nourrissements des ouvrières. Les Abeilles-témoins, qui reçurent un pollen de Châtaignier, additionné de miel autoclavé et de sucre candi, ou bien un pollen de Châtaignier additionné de miel non traité et de candi autoclavé, réagirent cependant en développant leurs œufs (90 à 100 % d'ovaires développés). Nous pensons que les conditions réalisées dans ces essais ne peuvent se comparer à ce qui se passe dans les pollens où les sucres et les protéines sont en contact intime. Dans le cas des caséines totalement dépourvues de matériaux sucrés, de telles combinaisons ne peuvent se produire. C'est pourquoi les Abeilles ont réagi positivement après l'ingestion de caséine autoclavée.

Notons enfin que la levure de bière est aussi efficace qu'un bon pollen sur le développement des œufs : 80 % d'Abeilles ovigères.

CHAPITRE V

INFLUENCE D'UNE ALIMENTATION COMPORTANT DE LA GELÉE ROYALE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS LES OVAIRES DE LA JEUNE OUVRIÈRE D'ABEILLE

A. — Généralités.

Les travaux relatifs à l'alimentation de la jeune Abeille adulte, comportant un régime de gelée royale, sont encore moins nombreux que ceux qui traitent des problèmes d'alimentation générale.

PEREPELOVA (1926) distribue à des ouvrières, prises au hasard dans une colonie, de la gelée retirée à des larves de 2 à 3 jours et la mélange à du miel. Les témoins recevaient uniquement du miel. Au bout du 10^e jour de nourrissage, elle obtient 60 % d'ouvrières pondeuses, alors que les témoins présentent seulement des ovarioles légèrement élargis.

H. GONTARSKI (1938) administre à des Abeilles d'une colonie non essaimante un mélange de miel et de nourriture larvaire. Il trouve, au bout du 16^e jour, 60 % d'ouvrières à gros ovaires. Dans les témoins nourris de miel, les œufs n'apparaissent que quelques jours plus tard.

G. ALTMANN (1950) injecte dans la musculature du thorax de différents groupes d'ouvrières de la gelée royale fraîche de larves âgées de 1 à 2 jours, de la gelée royale plus ancienne et de la gelée royale cuite. Il constate que la gelée royale fraîche a plus d'activité sur les ovaires que la gelée vieillie. La gelée cuite perd toute activité.

Cette sécrétion des glandes hypopharyngiennes a été étudiée plus particulièrement du point de vue de son action sur la différenciation des castes, à partir de très jeunes larves.

VON RHEIN (1933) entreprit un examen très poussé de l'action des gelées : gelées de reines et d'ouvrières de différents âges, réparties entre des larves d'ouvrières et de reines. Il observa leur évolution jusqu'au stade imago. Contrairement aux résultats attendus, en nourrissant des larves d'ouvrières, âgées de 2 à 3 jours, avec de la gelée royale pure, il obtint seulement des nymphes d'ouvrières et ne parvint jamais à les transformer en reines. Il admit l'existence d'un facteur spécial déterminant, à caractère hormonal très instable, que les larves empruntaient peut-être aux nourrices, et qui devait manquer dans la gelée royale, telle qu'il l'employait. Cette expérience fut refaite par d'autres chercheurs avec les mêmes résultats (BUTLER, 1955).

Pour HAYDAK (1943), c'est la *quantité de gelée* reçue par la larve qui importe pour la différenciation des ouvrières en reines.

N. WEAVER (1955) réussit l'expérience de VON RHEIN, en nourrissant des larves, toutes les 2 heures, de gelée royale, prélevée à la pipette directement dans les cellules royales, contenant des larves de même âge. Les adultes ainsi obtenus avaient l'apparence de reines. Avec de la gelée royale, abandonnée pendant 24 heures à 34° C, il obtint des individus à caractères d'ouvrières. Il conclut qu'il doit exister dans la gelée royale fraîche une ou plusieurs substances induisant la différenciation des larves en reines. Ces substances très labiles disparaîtraient dans les gelées conservées pendant un certain temps. VON RHEIN n'avait pu obtenir de reines parce qu'il se servait d'une gelée trop vieille.

Il était désirable d'expérimenter la gelée royale sur la forme adulte de l'ouvrière et d'observer les modifications apportées dans ses ovaires. C'est ce que nous nous sommes efforcés de faire, après avoir examiné, au chapitre IV, l'efficacité des nourritures comportant du pollen.

Si l'on compare la composition chimique de la gelée royale à celle du pollen, on observe, à première vue, qu'elles ne diffèrent pas essentiellement entre elles, bien que leurs différents constituants ne s'y trouvent pas dans les mêmes proportions.

La gelée royale contient de l'eau, des sels minéraux, des protéines ainsi que des acides aminés, libres ou combinés aux protéines, des graisses, des sucres et des vitamines, ainsi que quelques autres substances indéterminées. La teneur en eau varie peu en fonction de l'âge de la larve. Les protéines prédominent : celles-ci comprendraient, d'après ABBOT et FRENCH (1945), deux composants : une albumine et une globuline dans la proportion de 2 à 1. Les acides aminés constituent à l'état libre une partie importante de l'azote de la gelée. PRATT et HOUSE (1949) en ont fait une étude très poussée, qui complète le travail de TOWNSEND et LUCAS (1940).

Comparativement à la teneur en protéines, la teneur en graisses est peu importante : elle subit des variations selon l'âge de la larve royale. Les sucres sont en proportions très faibles. Il faut signaler la présence de quelques grains de pollen dans la gelée royale, alors qu'il en existe des quantités, parfois considérables, dans la gelée d'ouvrières et de mâles.

Une des caractéristiques les plus importantes de la gelée royale est sa richesse en vitamines du groupe B, particulièrement en acide pantothénique. Les vitamines A, D et K seraient absentes ou n'existeraient qu'à l'état de traces. La présence de la vitamine E n'a pas encore été démontrée. On a parlé aussi de l'existence d'une hormone gonadotrope ; mais les divers essais réalisés sont contradictoires et d'autres recherches seraient nécessaires pour s'en assurer. Le coefficient d'utilisation digestive de la gelée, étudié par MELAMPY et JONES (1939) sur les rats, est très haut : il s'élève à 81 %. Les protéines sont utilisées au taux de 75 %.

Les pollens renferment beaucoup moins d'eau que les gelées. Le taux en protéines varie d'une espèce à l'autre ; mais les pollens actifs sur l'ovaire

ont une teneur en protéines relativement élevée : 24 à 35 %, calculée en fonction du poids sec. Les valeurs les plus fortes restent toutefois inférieures à celles des gelées royales. On signale aussi la présence, dans les pollens, de globulines (pseudo-globulines, euglobulines) et d'albumine. C'est une source d'acides aminés aussi importante que la gelée royale. On les trouve, soit à l'état libre, soit encagées dans les protéines. La proline libre est particulièrement abondante dans le pollen et la gelée.

Les pollens diffèrent de la gelée des reines surtout par leur teneur en lipides, beaucoup plus variable, et qui peut être très élevée dans certains pollens, en particulier dans les pollens de Pissenlit et dans quelques espèces de Moutarde. Le taux en sucre varie, selon TODD et BREThERICK (1942) de 20 à 40 % dans les pollens récoltés par les Abeilles. Il varie de 12 à 14 % dans la gelée royale, selon AEPPLER (1922) MELAMPY et JONES (1939). Les vitamines sont à peu près au même taux dans les pollens et dans la gelée royale, sauf en ce qui concerne la teneur en acide pantothénique, beaucoup plus forte dans la gelée. On trouve dans les pollens des pigments du groupe des flavonols et des caroténoïdes, qui n'existent pas dans la gelée royale.

Le coefficient d'utilisation digestive du pollen paraît beaucoup plus bas que celui de la gelée. DE GROOT a calculé le taux en azote des nourritures consommées et retenues par l'Abeille. Le chiffre obtenu pour le pollen est beaucoup plus faible que celui obtenu pour d'autres nourritures : caséine et acides aminés. Il en conclut à une très faible utilisation de l'azote, du pollen par l'Abeille.

Les expériences relatives aux fractionnements de pollen confirment l'hypothèse du rôle primordial attribué aux protéines. Une alimentation comportant de la gelée royale, plus riche encore en protéines, donne des résultats comparables à ceux obtenus avec les pollens en pelotes et les pollens de rayon.

Nous avons essayé des gelées royales fraîches ou conservées à différentes températures, ainsi que des gelées autoclavées, et entrepris une série de fractionnements comparables à ceux que nous avons effectués sur les pollens. Les gelées utilisées provenaient d'élevages artificiels de reines.

I. — MÉTHODE D'OBTENTION DE LA GELÉE ROYALE

Les méthodes d'obtention de la gelée sont nombreuses. Il ne nous appartient pas de les résumer dans ce travail. Pour la récolte de la gelée royale, le chercheur, ou l'apiculteur, doit entreprendre un élevage de reines. On peut procéder à cet élevage de deux façons :

1° Dans le cas d'un élevage naturel, on « orpheline » une ruche. Les ouvrières, pour remplacer la reine manquante, choisissent des larves de moins de 3 jours et transforment leurs alvéoles en cellules royales, plus grandes. On récolte, au bout de 3 jours, la gelée déposée autour de ces larves. L'élevage royal continue jusqu'à épuisement du jeune couvain (9 jours après la ponte).

2° Dans le cas d'un élevage artificiel, on « greffe » une larve d'ouvrière de 24 à 36 heures à l'intérieur de cupules ou ébauches de cellules royales artificielles. Ces cupules, fixées à des baguettes, sont insérées et transportées sur des cadres à l'intérieur de ruchettes peuplées d'Abeilles sans reine. Vingt heures environ après, le cadre porte-cupules est prélevé et placé dans la partie orpheline d'une ruche normale, appelée « finisseuse ». Les cellules royales sont prélevées après que les nourrices ont eu le temps d'y déposer de la gelée, mais avant que la larve royale ait pu grossir suffisamment pour en dévorer une trop grosse quantité. Généralement, la récolte a lieu 2 jours et demi à 3 jours après la « greffe ».

II. — CONSERVATION

La gelée est entreposée au réfrigérateur entre 1° et 3°. Elle se conserve ainsi pendant très longtemps mais pas indéfiniment, car, à la longue, il peut s'y développer des moisissures. Pour des raisons expérimentales, des échantillons ont été stockés à des températures beaucoup plus basses (— 30° C).

B. — Essais de fractionnement partiel des gelées.

Les essais de fractionnement des gelées ont été entrepris dans un but pratique, pour trouver un procédé de stabilisation des gelées. Nous les avons ensuite comparés aux fractionnements effectués sur les pollens.

On fait macérer à froid, en présence d'acétone distillée, de la gelée royale fraîche. Au bout de 24 heures, on renouvelle le solvant. La gelée, débarrassée de l'extrait acétonique, est ensuite séchée dans une étuve, à 30° C, pendant 15 à 20 minutes, jusqu'à l'obtention d'une poudre sans odeur d'acétone. L'extrait acétonique est concentré au bain-marie, sous vide. Il renferme une fraction des lipides, des sucres et l'acide hydroxy-10 décène-2-trans oïque de la gelée.

On continue l'extraction sur la poudre :

1° Par l'éther sulfurique. On fait macérer, à froid, la gelée séchée, partiellement dégraissée par l'acétone, pendant 24 heures. Le solvant est encore renouvelé 2 à 3 fois. L'extrait éthéré est concentré à température ambiante.

2° Par l'alcool bouillant, dans un ballon, pendant 4 heures, en changeant l'alcool 3 fois. On obtient un jus alcoolique qu'on concentre également au bain-marie.

3° Par de l'eau distillée froide. Le jus aqueux obtenu est concentré au bain-marie, sous vide, en présence de pierre ponce. Il contient une fraction des protides.

On a évalué qu'un gramme de gelée royale fraîche correspond à 333 mg de gelée sèche. La gelée sèche donne 111 mg d'extrait acétonique et

222 mg de résidu. Le résidu acétonique abandonne dans l'alcool bouillant 129 mg d'extrait alcoolique et laisse 93 mg de résidu. D'après ces données, on a établi qu'un gramme de résidu de gelée parfaitement dégraissée correspond à 3 g de gelée royale sèche et à 11 g de gelée royale fraîche.

Nous avons testé les différents extraits acétoniques, éthérés, aqueux et alcooliques, sur la formation des œufs dans les ovaires de la jeune Abeille, ainsi que les résidus de gelée, partiellement ou totalement dégraissés.

C. — Méthode employée et résultats obtenus en fonction des nourrissements à la gelée royale, soit totale, soit fractionnée.

Comme pour les expériences comportant des nourritures au pollen, la gelée royale fraîche (de moins d'une demi-heure) était offerte aux ouvrières, mélangée à différentes concentrations (2 à 28 %), dans une pâte composée de sucre glace et de miel (6 parties de sucre glace pour 2 parties de miel). Les résultats obtenus furent aussi décevants que ceux que nous avons enregistrés avec les nourritures au pollen. Les pourcentages d'Abeilles ovigères restaient très faibles et ne dépassaient pas 33,3 % (limite du développement ovarien).

Nous avons été amenés à appliquer par la suite la même méthode que pour les pollens : la gelée royale était offerte aux Abeilles encagées séparée du candi. Elle fut d'abord introduite dans des cupules en cire, à bords assez hauts, utilisées pour la « greffe » des larves, ou dans les alvéoles découpés dans un morceau de rayon, puis dans des cupules en verre imitant les ébauches des cellules royales. Les résultats obtenus, bien que supérieurs à la première méthode, n'étaient pas à notre avis tout à fait satisfaisants.

Ainsi que nous venons de l'exposer, la gelée sèche rapidement à l'air, et plus encore à la température de l'étuve. Les Abeilles ne consomment pas facilement la gelée desséchée, et cette méthode nous obligeait à des manipulations fréquentes et à des nourrissements nombreux. VON RHEIN s'était heurté à la même difficulté : pour nourrir ses larves, il devait maintenir l'étuve dans une humidité anormale. Pour pallier cet inconvénient, nous avons ajouté du miel dans les gelées (un tiers de miel) et, pour favoriser les consommations, les Abeilles étaient affamées une partie de la journée : elles ne recevaient le sucre candi que pendant 5 heures par jour. La nourriture était renouvelée chaque jour, au soir.

Nous avons donné en nourrissement des gelées royales fraîches ou conservées à la température du laboratoire ou à 0° C, ou à — 30° C. En outre, des gelées, conservées à 0° C, ont été autoclavées à 120° C pendant 20 minutes et administrées avec du miel. Pour vérifier l'hypothèse émise au sujet des pollens soumis à l'autoclave, nous avons autoclavé pendant 15 minutes un mélange de gelée royale et de miel, à la concentration de 50 %, et comparé les résultats obtenus avec le mélange non autoclavé.

Dans les essais de fractionnement, les gelées, épuisées par les solvants et réduites en poudre, étaient présentées de la même façon, humidifiées

TABLEAU IX.

NOURRITURES ADMINISTRÉES.	NOMBRE ABEILLES.	ÂGE DES ABEILLES.	GELÉES TOTALES.				ÉTAT DÉVEL. OVAIRES.	CANDI + MIEL.		
			% MOY. ABEILLES OVIGÈRES.	% MOY. ABEILLES C. GRAS DÉV.	% MOY. ABEILLES GLANDES DÉV.			TÉMOINS OVAIRES.	TÉMOINS C. GRAS.	TÉMOINS GLANDES.
<i>Gelée royale fraîche</i> Gelée royale 0° C pendant 3 mois Gelée royale 13 j. à temp. laboratoire	50 à 55 48 à 60 52	1 à 2 j. 1 à 2 j. 1 j.	% 58,3 53,3 60	% 81,3 90 46,6	% 96,6 80 100		+	% 0 0 0	% 0 0 0	% 0 0 0
<i>Gelée royale fraîche</i> Gelée royale 0° C pdt 4 mois + miel Gelée royale — 30° C + miel Gelée autoclavée + miel Gelée + miel (50 %) autoclavée	50 à 59 55 à 56 55 à 60 60 55	1 j. 1 à 2 j. 1 j. 1 à 2 j. 1 j.	81,3 71,9 69,9 71,6 43,3	88 93,3 96,6 100 100	96,8 95,9 100 100 86,6		+	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0
Gelée épuisée par l'acétone + miel Extrait acétonique + miel Extrait étheré + miel Gelée extraite par l'eau + miel Extrait aqueux + miel Gelée extraite par l'alcool bouillant + miel Extrait alcoolique + miel	45 à 55 50 à 55 55 à 58 58 58	1 à 2 j. 1 j. 1 j. 1 j. 1 j.	77,73 4,54 0 73,3 80	87 10,5 16,6 100 100	95,53 0 85,71 100		+	6,6 6,6 0	35,8 23,3 25	10 20 0
	55 à 60 60	1 j. 1 j.	76,5 0	100 38,41	100 0		+	11,77 0	29,41 0	20,5 0

par quelques gouttes d'eau et de miel. Les extraits acétoniques et éthers après évaporation complète des solvants à l'air libre, à température ambiante, ainsi que l'extrait alcoolique exposé à sec dans une étuve à vide, à 30° C, étaient administrés de la même manière dans de petits godets en verre ou en matière plastique. L'extrait aqueux concentré était offert *ad libitum* mélangé à du miel.

La quantité d'extraits, ainsi que la quantité de gelée en poudre, traitée par l'acétone ou par l'eau et offerte chaque soir, correspondait à 300 mg de gelée fraîche, alors que les gelées non traitées étaient déposées *ad libitum* dans les cupules. Au cours d'un essai, la quantité totale de gelée déshydratée consommée pendant toute la durée de l'expérience fut évaluée à 5 g de gelée fraîche.

Les résultats figurent au tableau IX.

Nous avons évalué non seulement le développement des œufs mais également l'accroissement des corps gras et des glandes hypopharyngiennes. Il n'y a pas de différences dans les pourcentages obtenus entre les nourrissements à la gelée royale fraîche, conservée à 0° C pendant 3 mois ou 13 jours à température ambiante. On obtient de 53,3 à 60 % d'Abeilles ovigères.

Les pourcentages sont plus élevés lorsqu'on incorpore du miel à la gelée. Dans ce cas encore, il n'y a pas de différence entre les gelées fraîches et celles qui sont conservées à 0° C ou à — 30° C. Il nous faut signaler ici que les gelées congelées n'étaient utilisées qu'après un réchauffement progressif à 0° C, puis à température ambiante.

Avec les gelées autoclavées, nous avons pu noter une moyenne de 71,6 % d'Abeilles ovigères. Les résultats sont identiques à ceux des témoins non autoclavés. Par contre, le mélange, en parties égales, de miel et de gelée autoclavés, pendant le même temps, provoque seulement le développement des glandes hypopharyngiennes et des corps gras, mais ne permet pas l'ovogenèse. Ces résultats confirment les expériences des pollens autoclavés. Dans le cas des gelées autoclavées, plus pauvres en sucres que les pollens, on obtient des Abeilles ovigères, alors qu'on n'en obtient jamais avec les pollens autoclavés. Le miel ajouté à la gelée et soumis à l'autoclave nous place dans les mêmes conditions que les pollens : les pourcentages d'Abeilles ovigères n'atteignent que 13 %. ALTMANN (1950) n'obtient aucun résultat avec de la gelée cuite mais il a opéré par injection.

Le tableau IX met en évidence des pourcentages plus élevés d'Abeilles aux glandes et aux corps gras développés comparés aux pourcentages d'Abeilles ovigères.

Quant aux résultats des extractions, ils sont comparables à ceux que nous avons enregistrés pour les pollens. Les extraits acétoniques, éthers et alcooliques, ne favorisent pas l'ovogenèse. Seul l'extrait aqueux est actif. ALTMANN conclut aussi à l'activité d'extrait aqueux de larves royales et à l'inactivité de l'extrait lipidique (chloroforme). La gelée extraite par l'acétone à froid est aussi active que la gelée fraîche dont sont nourris les témoins. Elle l'est encore après extraction par l'eau. Nous avons signalé, au chapitre sur l'alimentation au pollen, l'inactivité des extraits

éthérés et alcooliques et l'activité des extraits aqueux et des résidus de pollen, après passage des solvants.

La gelée royale extraite par l'alcool bouillant ne paraît pas avoir souffert de ce traitement, puisque nous avons pu enregistrer 76,5 % d'Abeilles ovigères et 100 % d'Abeilles aux glandes et aux corps gras développés. Les pollens extraits de la même façon perdaient une certaine partie de leur activité.

Conclusion.

Une alimentation à base de gelée royale permet aux ouvrières de former des œufs dans leurs ovaires, de développer leurs glandes hypopharyngiennes et leurs corps gras. L'activité de la gelée est comparable à celle d'un mélange de pollen riche en azote (4 %).

En ce qui concerne l'ovogenèse des adultes, la gelée est stable, puisqu'elle peut être conservée plusieurs mois à 0° C ou plusieurs jours à température ambiante, sans perdre de son efficacité sur le tractus génital de l'ouvrière. Nous avons constaté une stabilité comparable pour des pollens conservés à 0° C et à la température du laboratoire. Il n'en est pas de même de la gelée *distribuée aux larves* ; elle doit être très fraîche pour provoquer la transformation de la larve d'ouvrière en reine. Le problème qui nous préoccupe est différent : il s'agit d'obtenir *chez l'adulte* la formation d'œufs dans les ovaires et non, comme chez la larve, l'augmentation du nombre des ovarioles.

Les extraits de gelée viennent confirmer les résultats des fractionnements des pollens. Les graisses, ainsi que les vitamines liposolubles, doivent être exclues en tant que facteurs accélérateurs de l'apparition et de l'augmentation des œufs. Les gelées dégraissées par l'alcool bouillant restent actives et capables de stimuler l'ovogenèse, le développement des corps gras et des glandes. L'activité de l'extrait aqueux confirme l'hypothèse du rôle important des protéines dans les problèmes de l'alimentation de l'Abeille.

Mais l'activité des résidus de gelées, tout comme pour les pollens, ne nous permet pas de conclure à la seule action des protéines. Rien ne nous empêche de supposer que la séparation des extraits n'a pu s'effectuer qu'imparfaitement ou encore qu'on se trouve en présence d'éléments actifs adsorbés sur le complexe protidique et restant dans les résidus.

Les gelées extraites par l'alcool bouillant ou autoclavées à 120° C gardent leur efficacité, contrairement à ce que nous avons observé pour des pollens dégraissés par l'alcool bouillant ou passés à l'autoclave. Nos résultats ne peuvent être comparés à ceux d'ALTMANN, qui opère par injection dans la musculature du thorax de l'ouvrière. Nous avons expérimenté *per os*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les résultats obtenus au cours de ce travail nous ont permis de mettre en évidence plusieurs faits importants :

A. — La variabilité particulière du matériel expérimental.

L'une des difficultés à laquelle nous nous sommes heurtée est *l'utilisation d'un matériel vivant très hétérogène*. Nous ne saurions trop insister là-dessus. DE GROOT a précisé le fait que des ouvrières naissantes appartenant à un même cadre de couvain sont physiologiquement très différentes par leur poids et leur teneur en azote. Selon GONTARSKI, les poids à la naissance de 209 Abeilles s'échelonnent de 83 à 121 mg dans une ruche normale. Cette variation dans les poids à la naissance serait due à des fluctuations importantes dans l'alimentation des larves par les nourrices. D'après SHINIEVA (1953), en effet, la larve d'ouvrière recevrait, au moment de l'éclosion, de 6,3 à 23 mg de nourriture. Ces variations dans l'alimentation des larves se répercutent non seulement sur le poids des adultes mais aussi elles modifient l'aspect du tractus génital de la larve ouvrière. KUWABARA (1947) observe que, dans les colonies orphelines, les larves d'ouvrières sont nourries plus souvent, leurs cellules sont operculées plus rapidement et les nymphes possèdent 3 fois plus d'ovarioles. V. RHEIN, en nourrissant des larves d'ouvrières avec de la gelée royale, obtint des individus avec un nombre d'ovarioles supérieur à 20, mais ne dépassant pas 120 ovarioles par ovaire et par individu. WEAVER, en greffant des larves d'ouvrières d'âge connu dans des cellules royales, observe des individus intermédiaires possédant un nombre d'ovarioles plus grand que la moyenne des larves non greffées.

Cependant, d'après cet auteur, et LEVIN et HAYDAK (1951), ces variations dans le nombre des ovarioles ne dépendraient pas de facteurs externes, tels que l'alimentation, la récolte du pollen, la force de la colonie, mais elles seraient dues à des facteurs génétiques.

Il est probable, en effet, que le facteur alimentaire n'est pas le seul en cause. Malheureusement, on ne connaît pas encore tous les mécanismes qui chez les larves régissent l'évolution des glandes génitales, ni par quels moyens les nourrices contrôlent la nutrition des larves.

Bien qu'il se produise des remaniements profonds au cours de la nymphose, nous supposons que l'hétérogénéité observée chez les larves se re-

trouve chez les adultes. Elle expliquerait en partie la diversité de réaction de l'Abeille adulte à la nourriture.

Chez les Abeilles maintenues dans l'isolement et recevant du pollen pendant une vingtaine de jours, cette variation dans les réactions des Abeilles à la nourriture s'observe au cours de l'apparition du premier œuf, qui est plus ou moins rapide, selon les individus.

Elle explique aussi pourquoi on observe toujours, au cours d'une même durée de nourrissage, un certain pourcentage d'ouvrières aux ovaires ne contenant pas d'œufs. Ce sont probablement des Abeilles aux réactions anaboliques plus lentes, car les variations dans le pourcentage d'Abeilles ovigères disparaissent avec le temps.

Elle nous permet de comprendre quelques cas particuliers observés au cours de nos essais concernant des jeunes Abeilles témoins, nourries exclusivement avec du sucre candi et qui, au bout de 15 jours de ce nourrissage, ont révélé à la dissection, dans un certain pourcentage d'entre elles, des ovaires aux stades 3 ou 4. Ces anomalies ont été remarquées durant les mois de mars, avril et mai, au moment de l'apparition des pollens et de la reprise d'activité des nourrices, aussi qu'au cours des mois d'octobre, novembre et décembre, dans nos ruches réactivées avec du pollen et installées en chambre chaude (20° C).

B. — Un facteur essentiel : le mode d'administration de la nourriture.

La deuxième difficulté fut pour nous de trouver une technique convenable pour offrir la nourriture et forcer l'Abeille à consommer des mélanges parfois peu attractifs. Nous pensons que tous les auteurs qui nous ont précédés n'ont traité ce problème que très superficiellement.

Il nous est apparu que le mode d'alimentation des Abeilles est tout à fait particulier : *celles-ci, en effet, séparent dans deux sortes de cellules les aliments qu'elles rapportent à la ruche*. Le nectar est déposé dans les cellules les plus extérieures au cadre. Les cellules à pollen sont disposées autour du couvain. *L'administration du pollen ou de ses ersatz, mélangés au candi ou au sirop de sucre dans les expériences de laboratoire, nous paraît peu physiologique*. Nous avons obtenu de bien meilleurs résultats en présentant aux Abeilles encagées la nourriture séparée du candi. On élimine ainsi l'effet nocif des concentrations trop fortes.

D'ailleurs le stockage séparé des provisions n'apparaît que chez les Apidae supérieurs : Bombinae, Meliponinae, Apinae, quoique la disposition des cellules ne soit pas tout à fait identique pour ces 3 familles.

Chez les Abeilles inférieures, les Hylaeus, par exemple (Fa. Colletidae), collectent avec leur bouche un mélange de pollen et de nectar.

Si on s'élève dans la classification des Apoidés, chez les *Halictidae*, les provisions sont le plus souvent des boulettes grossières de pollen sur lesquelles la femelle dépose un seul œuf. Chez les *Mellitidae* (Abeilles supérieures), c'est aussi une grosse boule de pollen mouillé de nectar ; chez les

Xylocopes, l'approvisionnement est fait en pains de pollen pressé, relativement sec. Il semble donc qu'il y ait une évolution du stockage des provisions ; celle-ci retentit certainement sur le mode de nourrissement des larves et des adultes. Jusqu'à présent, il ne semble pas que les auteurs aient insisté sur ce fait, et, d'une façon générale, ils n'ont pas utilisé cette technique de nourrissement.

L'Abeille adulte peut donc, sous l'effet d'un régime convenablement administré, à base de sucre et de protéines, se transformer en ouvrière pondeuse, à condition qu'elle soit soustraite à l'influence de la reine. Il n'est pas nécessaire pour cela qu'elle soit en contact avec d'autres ouvrières. Mais, dans l'isolement, l'apparition du premier œuf dans ses ovaires sera beaucoup plus tardive, comparée aux Abeilles non isolées. *L'augmentation des effectifs dans les cagettes semble agir sur l'augmentation de la prise de nourriture qui devient plus facilement contrôlable et elle stimule en même temps l'ovogenèse.* Celle-ci dépend aussi du régime que recevra l'adulte. Les essais de fractionnement effectués sur les pollens et la gelée royale montrent toute l'importance des protéines à longue chaîne et confirme les travaux des auteurs précédemment cités. Mais, étant donné la grande activité que gardent encore les résidus des pollens ou des gelées extraites, on peut supposer que les protéines ne sont pas les seules en cause et que probablement des éléments actifs doivent être intimement absorbés sur le support protéique.

Résumé.

Dans ce travail, nous étudions l'influence de l'alimentation sur le développement des œufs dans les ovaires des jeunes ouvrières adultes orphelines.

On considère que les Abeilles réagissent à une nourriture donnée, dès qu'on note l'apparition d'un œuf dans l'un des deux ovaires de l'ouvrière adulte. Les résultats sont exprimés en pourcentage d'Abeilles aux ovaires contenant des œufs (ovigères).

Nous insistons particulièrement sur la méthode utilisée pour administrer les aliments. Elle consiste à offrir ceux-ci additionnés d'un peu de miel, *le mélange obtenu étant séparé du sucre candi.* L'eau est donnée aussi à part. Pour favoriser les consommations, les Abeilles ne reçoivent le candi que pendant 5 heures par jour.

Avec cette méthode, nous avons d'abord étudié l'apparition des œufs dans les ovaires d'ouvrières maintenues isolées ou groupées par deux ou par trois. Le premier œuf apparaît seulement entre le 15^e et le 19^e jour chez les individus isolés, alors qu'on le remarque vers le 6^e jour chez les Abeilles groupées par deux ou par trois. Pour des groupes de 50 ou 100 Abeilles, le processus de l'apparition du premier œuf a lieu vers la 5^e jour. L'effet stimulateur du nombre des Abeilles encagées est donc déjà très important dès les groupes de deux Abeilles.

1° Nous avons examiné la valeur alimentaire de pollens soumis à différents traitements : séchage, fermentation, extraction.

a) Les pollens sont des produits relativement stables. Conservés sans précaution spéciale, après un séchage rapide à 40° C, ils sont encore actifs sur le développement des œufs au bout d'un an. Ils sont surtout sensibles à des températures de plus de 100° C et, lors de chauffages prolongés, à des températures ne dépassant pas 45° C. Au cours de la mise en autoclave, les sucres dans les pollens agissent sur les acides aminés pour donner des combinaisons impropres aux nourrissements des ouvrières.

b) Les pollens qui se trouvent dans un certain état de fermentation, soit artificielle (pollens conservés humides), soit naturelle — (pollens de rayons), sont particulièrement actifs sur les ovaires. Passé un certain stade de fermentation en dehors de la ruche, les pollens de rayon ne permettent plus l'apparition des œufs dans les ovaires de la jeune Abeille.

c) Les pollens dégraissés en partie (par l'éther de pétrole, l'éther sulfurique, l'alcool-éther) et privés de leurs vitamines liposolubles restent aussi actifs sur l'ovogenèse que les pollens témoins, mais les extraits administrés sur un support azoté (Pin-caséine) ne permettent pas l'apparition des œufs. L'extrait alcoolique n'est pas actif. Par contre, l'extrait aqueux favorise le développement des œufs ainsi que tous les résidus des pollens fractionnés.

Les extractions par l'acide perchlorique, l'acide trichloracétique et le chlorure de sodium confirment ces résultats et indiquent qu'il faut attribuer aux protéines à longue chaîne moléculaire le déclenchement de l'ovogenèse.

2° Nous avons aussi donné en nourrissement différentes caséines vitaminées, non vitaminées et autoclavées. Elles provoquent toutes à différents degrés le mûrissement des œufs, même les caséines autoclavées. Ce dernier résultat confirme l'hypothèse émise plus haut concernant les pollens autoclavés. Dans le cas des caséines dépourvues de matériaux sucrés, des combinaisons avec ceux-ci ne peuvent se produire, comme dans le cas des pollens, et les caséines autoclavées restent propres au nourrissement des ouvrières.

3° Une alimentation à base de gelée royale permet aux ouvrières de former des œufs dans leurs ovaires, de développer leurs glandes hypopharyngiennes et leurs corps gras. L'activité de la gelée est comparable à celle d'un mélange de pollen riche en azote (4 %).

En ce qui concerne l'ovogenèse des adultes, on constate une stabilité de la gelée comparable à celle des pollens conservés à 0° C ou à température ambiante.

Les gelées autoclavées gardent leur efficacité sur l'ovaire de l'Abeille.

Les extraits de gelée confirment les résultats des fractionnements des pollens.

Summary

In these investigations, we have studied the influence of alimentation on the development of the eggs in the ovaries of young orphaned female worker bees.

It is considered that the bees react to any one given foodstuff as soon as an egg becomes apparent in one of the ovaries of the adult worker bee. The results are expressed as the percentage of bees having ovaries containing eggs (i.e. ovigerous).

We should particularly like to emphasize the method used for administering the foodstuffs. It consists in presenting them mixed with a little honey, *the mixture obtained being separated from the sugar candy*. Water is given separately. So as to encourage consumption, the bees only receive the candy during five hours per day.

Using this method, we have first of all studied the appearance of eggs in the ovaries of worker bees that have been kept isolated or in groups of two or three. The first egg only appears between the fifteenth and nineteenth day in the isolated individuals, whereas it can be seen round about the sixth day in the bees grouped in two's or threes. For groups of fifty or a hundred bees, the process for the appearance of the first egg occurs on about the fifth day. The stimulating effect of the number of bees encaged together is therefore already very important even for the groups of two Bees.

1.—Then we examined the nutritional value of different pollens that had been submitted to different treatment: drying, fermentation, extraction.

a) Pollens are relatively stable substances. When they are preserved without any special precautions being taken, and after drying rapidly at 40° C, they are still active on the development of the eggs even after one year. They are particularly sensitive to temperatures of over 100° C and to prolonged heating at temperatures not exceeding 45° C. During autoclaving, the sugars react with the amino acids to produce compounds that are unsuitable for the nutrition of the female worker bees.

b) The pollens that have undergone a certain amount of fermentation, whether artificial (pollens kept in the damp) or natural (bee-bread of the honeycombs) are particularly active on the ovaries. Beyond a certain stage of fermentation outside the beehive, the bee-bread of the honeycomb is no longer able to cause the appearance of eggs in the ovaries of the young female bee.

c) Pollens from which the fat has been partly removed (by petrol ether, sulphuric ether, or alcohol-ether), and thus deprived of their liposoluble vitamins, remain just as active on oogenesis as the control pollen; but the extracts that are administered in a nitrogenous medium (Pine pollen—casein) do not enable the eggs to appear. The alcohol extract is not

active. On the other hand the aqueous extract favours the development of the eggs and also all the residues of fractionated pollens.

The perchloric acid, trichloroacetic acid and sodium chloride extracts confirm these results and show that the onset of oogenesis can be attributed to the presence of long molecular chain proteins.

II.—We have also given different vitaminized, non vitaminized, and autoclaved caseins as nourishment. They all provoked the ripening of the eggs but to different extents, even the autoclaved caseins. The latter result confirms the hypothesis put forward above, concerning autoclaved pollens. In the case of the caseins that had been deprived of sugary substances, combination with the latter could not occur, as in the case of the pollens, and the autoclaved caseins remain suitable for feeding the female worker bees.

III.—A foodstuff, the basis of which is royal jelly, enables the female worker bees to produce eggs in their ovaries, to develop their hypopharyngeal glands and their fatty substances. The activity of the jelly is comparable with that of a mixture of pollen rich in nitrogen (4 %).

As far as oogenesis of the adults is concerned, the stability of the jelly is observed to be similar to that of pollens kept at 0° C or at room temperature.

Autoclaved jelly retain their effect on the ovary of the bee.

The jelly extracts confirm the results obtained on fractionating the pollens.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit untersuchen wir den Einfluss der Ernährung auf die Entwicklung der Eier im Eierstock junger weiselloser Arbeiterinnen.

Man erachtet, dass die Bienen auf eine bestimmte Nahrung reagieren, sobald man das Erscheinen eines Eies in einem der zwei Eierstöcke der Arbeiterinnen feststellt. Die Ergebnisse sind für Arbeiterinnen, deren Eierstock Eier enthält, prozentual angeben.

Wir verweisen nachdrücklich auf die Methode zur Nahrungsgabe. Dieser wird etwas Honig zugesetzt, und das *Gemisch getrennt vom Kandiszucker gereicht*. Auch das Wasser wird getrennt gereicht. Um den Verbrauch zu fördern, erhalten die Bienen den Kandiszucker nur während fünf Stunden pro Tag.

Mit dieser Methode untersuchten wir zuerst das Erscheinen der Eier in den Eierstöcken von getrennt oder zu zweien oder dreien gehaltenen Arbeiterinnen. Das erste Ei erscheint erst zwischen dem 15. und 19. Tag bei den Getrennten, während man es bei den paarweise oder zu dreien gehaltenen Bienen schon am 6. Tage bemerkt. Für Bienen, die gruppenweise zu fünfzig oder hundert gehalten werden, findet der Erscheinungs-

prozess des ersten Eies um den fünften Tag statt. Der stimulierende Effekt der in Käfig gehaltenen Zahl der Bienen ist bereits schon bei Gruppen zu zwei sehr beachtlich.

I. — Wir untersuchten alsdann den Nährwert des Pollens, der verschiedenen Verfahren unterworfen wurde: Trocknung, Gärung, Extrahierung.

a) Pollen ist ein verhältnismässig stabiles Produkt. Ohne besondere Vorsichtsmassnahmen aufbewahrt, und nach einer schnellen Trocknung bei 40° C, ist er noch nach einen Jahre auf die Entwicklung der Eier wirksam. Er ist besonders gegenüber Temperaturen über 100° C und längerer Erhitzung bei Temperaturen nicht über 45° C empfindlich. Während der Erhitzung im Autoklav wirken die Zuckerstoffe auf die Aminsäuren und geben Verbindungen, die Ernährung der Arbeiterinnen ungeeignet sind.

b) Pollen, der sich in einem gewissen Gärungszustand befindet, sei künstlich (Nassaufbewahrung) oder natürlich (auf Waben), ist besonders auf die Eierstöcke wirksam. Wabepollen, der einen gewissen Gärungszustand ausserhalb des Bienenstocks durchgemacht hat, erzeugt keine Eierscheinung mehr in den Eierstöcken der jungen Bienen.

c) Teilweise entfetteter Pollen (durch Petroleum-, Schwefel- oder Alkoholäther) und seiner fettlöslichen Vitaminen beraubt, bleibt auf die Eibildung genau so aktiv wie der Vergleichspollen; aber mit Stickstoffträger gereichte Extrakte (Fichtenpollen-Kasein) ergeben keine Eibildung. Desgleichen ist Alkoholextrakt nicht wirksam. Hingegen fördern Wassereextrakt und alle Reststoffe des fraktionierten Pollens die Entwicklung der Eier.

Die Extrahierung durch Perchlorsäure, Trichloressigsäure und Kochsalz bestätigen diese Ergebnisse und zeigen dass man den Eiweissstoffen mit langer Molekularkette die Auslösung der Eibildung zuschreiben muss.

II. — Wir gaben desgleichen verschiedene Kaseinen, vitaminisierte, nicht vitaminisierte und durch den Autoklav gegangene. Sie alle bewirken verschiedene Stufen der Eireifung, selbst die durch den Autoklav gegangenen; letzteres Ergebnis bestätigt die weiter oben angegebene Annahme bez. der autoklavierten Pollen. Im Falle der von Zuckerstoffen befreiten Kaseinen finden keine Verbindungen mit diesen statt, wie im Falle des Pollens, und die autoklavierten Kaseinen bleiben für die Ernährung der Arbeiterinnen geeignet.

III. — Eine Ernährung mit Königinennahrung erlebt den Arbeiterinnen Eier in ihren Eierstöcken zu bilden; ihre Hypopharinxdrüsen und Fettstoffe zu entwickeln. Die Wirksamkeit der Königinennahrung gleicht derjenigen eines an Stickstoff reichen (4 %) Pollengemischs.

Was die Eibildung der älteren Bienen betrifft, so stellt man eine Stabilität der Königinennahrung fest, die derjenigen von Pollen, der bei 0° aufbewahrt wurde, gleichkommt.

Autoklavierte Königinnennahrung behält ihre Wirksamkeit auf den Eierstock der Biene.

Königinnennahrungsextrakt bestätigt das Fraktionierungsergebnis der Pollen.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOT (O. D.) et FRENCH (R. B.), 1945. — Chemical composition and physiological properties of royal jelly (*Ann. Rep. Fla. Ag. Exp. St.*, 69).
- ÆPPLER (C. W.), 1922. Tremendous growth force. Investigations reveal the food miracle in royal jelly. Drone eats five time as much as worker (*Gleanings in Bee culture*, 50).
- ALMQUIST (H. J.), 1951. — Nutrition (*Ann. Rev. Biochem.*, 20, 305-342).
- ALTMANN (G.), 1950. — Ein Sexualwirkstoff bei Honigbienen (*Zeitsch. f. Bienenf.*, Okt. 1, 24).
- BACK (E.), 1955. — Einfluss der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene (A. M.) (*Naturwis.*, 4, 103-104).
- BACK (E.), 1956. — Einfluss der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene (*Ins. Soc.*, 3, 2, 285-292).
- BERLEPSCH (A.), 1874. — L'Ape ed il suo allevamento con favi mobili (*Ass. Incoragg. Apicol. Milano*, 188-190).
- BEUTLER (R.) et OFFINGER (E.), 1949. — Pollenernährung und Nosemabefall der Honigbiene (A. M.) (*Z. Vergl. Physiol.*, 32, 383-421).
- BIGWOOD (E. J.), 1952. — Nutrition (*Ann. Rev. Biochem.*, 21, 355-386).
- BUTLER (C. G.), 1955. — The role of "queen substance" in the social organization of a honey community (*Amer. Bee Journ.*, 95, 275-279).
- BUTLER (C. G.) et FREE (J. B.), 1958. — The size of opertures through which worker honeybees will feed one another (*Bee World*, 2, 40).
- CHANNON-DAVIES (A. G.), 1920. — The drone (*Brit. Bee Journ.*, 48, 629).
- CHAUVIN (R.), 1952. — Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les Abeilles (*Physiologia comparata et Ecol.*, 1, 282-287).
- COOK (A. J.), 1876. — Pollen a requisite to brood rearing (*Gleanings in bee culture*, 4, 296).
- CREMER (H. D.), 1951. — Ueber den Einfluss der Verarbeitung und Konservierung auf Bekömmlichkeit und Nährwert der Nahrungsmittel (*Zeits. f. Lebens. u. Forsch.*, 92, 407).
- CURRIE (G. A.), 1932. — Research on bees: a progress report I (*Austral council Sci. and Indus. Res. Journ.*, 5, 81-87).
- CURRIE (G. A.), 1935. — Research on bees: a progress report II (*Austral council Sci. and Indus. Res. Journ.*, 8, 14-20).
- VON EULER (H.), 1948. — Biochemische Untersuchungen von diploiden und triploiden Espen aus normalen und röntgenbestrahlten Pollen (*Archiv. Kemi. Min. Geol.*, 26 A, n° 30, 1-19).
- FLANDERS (S. E.), 1953. — Caste determination in the social hymenoptera (*Sc. Monthly*, 76, 3, 142-148).
- GIORDANI (G.), 1957. — Il lievito nella alimentazione delle api mellifiche (*Apic. d'Ital.*, 24, 5-6, 125-160).
- GONTARSKI (H.), 1938. — Beobachtungen an eierlegenden Arbeiterinnen (*Deuts. Imkerf.*, 4, 12, 107).
- GONTARSKI (H.), 1948. — Nährhefe als Pollenersatz im frühen Frühjahr (*Hess. Biene*, 84, 66).

- GONTARSKI (H.), 1949. — Wandlungsfähige Instinkte der Honigbiene (*Die Umschau in Wissenschaft und Technik*, **10**, 310-312).
- GONTARSKI (H.), 1950. — Die Bedeutung der Nährhefe als Pollenersatz (*Sudwestd. Imk.*, **2**, 28-29).
- GONTARSKI (H.), 1951. — Ratschläge zur Höselhefefütterung (*Deuts. Bienenw.*, **2**, 21-22).
- GONTARSKI (H.), 1954. — Untersuchungen über die Verwertung von Pollen und Hefe zur Brutpflege der Honigbiene (*Zeits. f. Bienenf.*, **2**, 161-180).
- GRASSE (P. P.) et CHAUVIN (R.), 1944. — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales (*Rev. Scient.*, **182**, 461-464).
- GRASSE (P. P.), 1958. — L'effet de groupe sur l'animal et sur l'homme (*Journ. psych. Norm. et pathol.*, **4**, 560).
- DE GROOT (A. P.), 1951. — Effect of protein containing diet on the longevity of caged bees (*Kon. Med. Akad. Wetens. Proc., Ser. C*, **54**, 272).
- DE GROOT (A. P.), 1953. — Protein and amino acid requirements of the honeybee (A. M. L.) (*Physiol. Comp. & Ecol.*, **III**, **30**, 197-285).
- HAYDAK (M. H.), 1934. — Changes in total nitrogen content during the life of the imago of the worker honeybee (*Jour. Apic. Res.*, **49**, **1**, 21-28).
- HAYDAK (M. H.), 1935. — Brood rearing by honeybees confined to a pure carbohydrate diet (*Journ. Econ. Entom.*, **28**, 657-660).
- HAYDAK (M. H.), 1936. — Value of foods other than pollen in nutrition of the honeybee [*Journ. Econ. Entom.*, **29** (5), 870-877].
- HAYDAK (M. H.), 1937 (a). — Changes in weight and nitrogen content of adult worker bees on a protein free diet (*Journ. Agric. res.*, **54**, 791-796).
- HAYDAK (M. H.), 1937 (b). — The influence of a pure carbohydrate diet on newly emerged honeybees (*Ann. Entom. Soc. Amer.*, **30**, 258-262).
- HAYDAK (M. H.), 1937 (c). — Further contribution to the study of pollen substitutes (*Journ. Econ. Entom.*, **30**, 637-642).
- HAYDAK (M. H.), 1939 (a). — Food and development of the worker and the queen honeybee [*Gleanings Bee Culture*, **67** (12), 740-742].
- HAYDAK (M. H.), 1939 (b). — Comparative value of pollen and pollen substitutes. I. Bee bread cottonseed meal-dry skim milk mixture (*Journ. Econ. Entom.*, **32**, 663-665).
- HAYDAK (M. H.), 1939 (c). — Possibilities of pollen substitutes (*N^o Cent. States Ent. Proc.* XVIII Ann. Meet., 69-71).
- HAYDAK (M. H.), 1940 (a). — Laying workers (*Glean. in Bee Culture*, **68**, 615).
- HAYDAK (M. H.), 1940 (b). — Comparative value of pollen and pollen substitutes. Bee bread and soybean flour [*Journ. Econ. Entom.*, **33** (2), 397].
- HAYDAK (M. H.), 1943. — The food of the honeybee (*In Paddock FB, Report of Iowa State Aparist*, 68-72).
- HAYDAK (M. H.), 1943. — Larval food and development of castes in the honeybee [*Journ. of Econ. Entom.*, **36** (5), 778].
- HAYDAK (M. H.), 1945. — Value of pollen substitutes for brood rearing of honeybees [*Journ. Econ. Entom.*, **38** (4), 484-487].
- HAYDAK (M. H.), 1949. — Causes of deficiency of soybean flour as pollen substitute for honeybees [*Journ. Econ. Entom.*, **42** (4), 573-579].
- HAYDAK (M. H.), 1957. — Is there a pollen substitute equal to pollen? (*Amer. Bee Journ.*, **97**, 3, 90-91).
- HAYDAK (M. H.) et PALMER (L. S.), 1938. — Vitamin E content of royal jelly and bee bread (*Journ. Econ. Entom.*, **31**, 576-577).
- HAYDAK (M. H.) et PALMER (L. S.), 1942. — Royal jelly and bee bread as source of vitamins B₁-B₂-B₆-C and nicotinic and pantothenic acids (*Journ. Econ. Entom.*, **35**, 319-320).
- HAYDAK (M. H.) et TANQUARY (M. C.), 1942. — Various kinds of soybean flour as pollen substitutes (*Journ. Econ. Entom.*, **35**, 317-318).
- HAYDAK (M. H.) et TANQUARY (M. C.), 1943. — Pollen and pollen substitutes in the nutrition of the honeybee (*Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.*, **160**, 1-23).

- HAYDAK (M. H.) et VIVINO (A. E.), 1950. — The changes in the thiamine-riboflavin-niacin and pantho acid content in the food of female honeybees during growth, with a note on the vita K activity of royal jelly and bee bread (*Ann. Entom. Soc. Amer.*, **43**, 361-367).
- HEJTMANEK (J.), 1933. — Études sur l'alimentation de l'Abeille avec le pollen (A. M. L.) (en tchèque) (*Cesky Včelář*, **10**, 7-8).
- HESS (G.), 1942. — Über den Einfluss der Weisellösigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin [*Beih. Schweiz. Bienenz.*, **2** (1), 33-110].
- HUBER (F.), 1814. — *Nouvelles observations sur les Abeilles*, 2^e édition, Paschaud J.-J., Paris, I, 147-168.
- JORDAN (R.), 1939. — Ergebnisse der Versuche und Untersuchungen mit Edelsonjamehl bei seiner anwendung als Pollenersatzstoff bei Bienen (*Sudetenimker*, 167).
- JORDAN (R.), 1951. — Experimentelle Untersuchungen von Höselhefe auf ihren Entwicklungs-fördernden Einfluss auf die Futtersaftdrüsen und der Fettkörper des Bienen (*Oster. Imker*, **10**, 194-197).
- JORDAN (R.), 1957. — Untersuchungen mit Trockenmagermilch als Pollenersatz [*Bienenvater*, **78** (7-8), 200-207].
- KELLER-KITZINGER (R.), 1935. — Kann die erwachsene Arbeiterin der Honigbiene Eiweiss verwerten? (*Z. Vergl. Physiol.*, **22**, 1).
- KOSJEVNIKOV (H. A.), 1925. — Remarques sur l'histoire naturelle de l'Abeille. — II. Ouvrières pondueuses [*Pchelovodstvo Dieło*, **5**, 222-225 (en russe)].
- KRAMER (V.), 1896. — Jahresber. Apist. Beobachtungen (*Sta. Schweiz. Bienenz.*, **19** 64-70).
- KRATKY (E.), 1931. — Morphologie und Physiologie der Drüsen im Kopf und Thorax der Honigbiene (A. M. L.) (*Zeits. Wiss. Zool.*, **139**, 120-200).
- KUWABARA (M.), 1947. — La différenciation dans une colonie orpheline en particulier la détermination de la nouvelle reine [*Journ. Fac. Sc. Hokkaido Univ. Ser. 6*, **9**, 359-381 (en japonais)].
- LACZYNSKA (T.), 1952. — The role of the pollen hormone in the development of the fruit and seeds of Liliun regale [*Chem. abstr.*, **46**, 11.347 (b)].
- LANGER (J.), 1928. — Der Futtersaft, die Kost des Bienenkindes Nortrag Köln (*Bienenvater*, **61**, 25-30).
- LANGSTROTH (L. L.), 1876. — *The hive and the honeybee*, Dadant & Sons, Hamilton III, 4^e éd., 80-87.
- LARSEN (P.) et TUNG (S. M.), 1950. — Growth-promoting and growth-retarding substances in pollen from diploid and triploid apple varieties [*Botan. gaz.*, **111**, 436 (Chem. Abstr. 44, 7940 f.)].
- LEVIN (M. D.) et HAYDAK (M. H.), 1951. — Seasonal variation in weight and ovariol development in the workerbee (*Journ. Econ. Entom.*, **44**, 54-57).
- LOTMAR (R.), 1939 (a). — Der Eiweiss-stoffwechsel im Bienenvolk (A. M.) während der Ueberwinterung (*Landwirts. Ib. Schweiz.*, **53**, 34-70).
- LOTMAR (R.), 1939 (b). — Söjamehl und Futtersaftdrüsen (*Schweiz. Bienenz.*, **62**, 339-340).
- LOUVEAUX (J.), 1958. — Recherches sur la récolte du pollen par les Abeilles (A. M. L.) (*Thèse Paris*, I. N. R. A.).
- LUKOSCHUS (F.), 1956 (a). — Untersuchungen zur Entwicklung der Kasten merkmale bei der Honigbiene (*Z. Morph. und Okol. Tiere*, **45**, 157-197).
- LUKOSCHUS (F.), 1956 (b). — Zur Kastendetermination bei der Honigbiene (*Z. f. Bienenforsch.*, **3**, 190).
- MAURIZIO (A.), 1954. — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (A. M. L.) (*Landwirts. Jahr. d. Schweiz.*, **68**, 115-182).
- MAURIZIO (A.), 1958. — Einfluss der Trocknungsmethode auf die biologische Wirksamkeit des Pollens für Bienen (*Zeits. f. Bienenf.*, **4**, 1-4).
- MELAMPY (R. M.) et JONES (D. B.), 1939. — Chemical composition and vitamin content of royal jelly (*Proc. Soc. Exp. Biol. et Med.*, **41**, 382-388).
- MELAMPY (R. M.) et MAC GREGOR (S. E.), 1939. — Nutritional value of certain foods for the adult honeybee (*Journ. Econ. Entom.*, **32**, 721-725).

- MILOJEVIC (B. D.) et FILIPOVIC-MOSKOVLJEVIC (V.), 1956. — Action de l'effet de groupe sur le développement des ovaires des ouvrières dans une colonie orpheline [*Rad. Inst. Fisiol.*, **5**, 39-46 (en serbe, résumé allemand)].
- MUIR (R. M.), 1947. — The relation of growth hormones and fruit development (*Proc. Nat. Acad. Sc. U. S.*, **33**, 303).
- MUSSBICHLER (A.), 1952. — Die Bedeutung äusserer Einflüsse und der Corpora allata bei der Afterweiselentstehung von A. M. [*Zeits. f. Vergl. Physiol.*, **34** (3), 207-221].
- NIELSEN (N.), GROMMER (J.) et LUNDEN (R.), 1955. — Investigations on the chemical composition of pollen from some plants (*Acta chem. Scand.*, **9**, 1100-1106).
- PAIN (J.), 1954. — « La substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles (A. M. L.). Critique des travaux de Mussbichler (*Ins. Soc.*, **1**, 59-69).
- PAIN (J.), 1960. — Sur la phérormone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques [*Thèse, Ann. Abeille* (sous presse)].
- PARKER (R. L.), 1926. — The collection and utilization of pollen by the honeybee (*Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir Ithaca. N. Y.*, **98**, 1, 55).
- PEREPELOVA (L. I.), 1926. — Biology of laying workers = the oviposition of the queen and swarming (*Opyit. Pas.*, **12**, 8-10).
- PETERKA (V.), 1929. — A contribution of our knowledge of laying workers [*Bee World*, **10** (1), 5-6].
- PETERKA (V.), 1939. — Sojamehl und die Frage der Pollenersatzmittel [*Sch. Bienenz.*, **62** (3), 143].
- PETERKA (V.) et SVOBODA (J.), 1937. — "Sojasan" als Pollenersatzmittel (*Deut. Imker*, **3**).
- PRATT (J. J.) et HOUSE (H. L.), 1949. — A qualitative analysis of amino-acids in royal jelly (*Sc.*, **110**, 2844).
- REDEMANN (C. T.), 1950. — Biochemical studies of pollen from *Zea mays* (*Chem. Abstr.*, **45**, 6.249 e).
- VON RHEIN (W.), 1933. — Ueber die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate. W. Roux (*Arch. f. Entwickl. d. organ.*, **129**, 601-665).
- ROOT (A. J.), 1925. — Experiments in feeding pollen substitutes (*Glean. bee cult.*, **53**, 248-249).
- SAGROMSKY (H.), 1947. — Ueber einige Bestimmungen des Vitamin B₁ Gehaltes von Pollen mit Hilfe des Phycomyces. Testes (*Biol. Zentr.*, **66**, 140).
- SCHAEFER (C. W.) et FARRAR (C. L.), 1941-1946. — The use of pollen traps and pollen supplements in developing honeybee colonies (*Circ. U. S. Dep. Agr.*, N° E, **531**).
- SCHWARZ (J.) et KOCH (A.), 1954. — Vergleichende Analyse der wichtigsten Wachstums Vitamine des Blütenpollens, nebst einer Bemerkung über die Verteilung den Vitamine in Buchensämlingen (*Wis. Zeits. Martin-Luther-Univ.-Halle Wittenberg IV*, 7-19).
- SCHONFELD (P.), 1884. — Sind Arbeitsbienen begattungsfähig? (*Eichstädter. Bienenz.*, **16**, 1-2).
- SHINIEVA (V. A.), 1953. — New data on queen rearing [*Pchelovodstvo*, **5**, 22-28 (translated by Bee Research Association London)].
- SOUDEK (St.), 1927. — Les glandes pharyngiennes de l'Abeille [*Bull. Ecole Sup. Agr. Brno*, **10**, 1-83 (en tchèque)].
- SOUDEK (St.), 1929. — Pollen substitutes (*Bee world*, **10**, 8-9).
- SOUDEK (St.), 1930. — Pollen substitutes (*Bee world*, **11**, 139).
- SVOBODA (J.), 1940. — Ueber den Wert des Pollens als Nahrungsmittel für Bienen (*Schweiz. Bienenz.*, **63**, 206-209).
- SWANSON (P. P.) et CLARK (H. E.), 1950. — The metabolism of proteins and amino-acids (*Ann. Rev. Biochem.*, **20**, 305-342).
- TAUFEL (K.) et IRVANSKY (H.), 1952. — Analytische und chromatographische Studien Zur "Maillard-Reaktion" (*Bioch. Zeitsch.*, **323**, 299).
- TODD (F. E.) et BREThERICK (O.), 1942. — The composition of pollens (*Journ. Econ. Entom.*, **35**, 312).

- TOWNSEND (G. F.) et LUCAS (G. C.), 1940 (a). — Chemical examination of the lipid fraction of the royal jelly (*Science*, **92**, 32-76).
- TOWNSEND (G. F.) et LUCAS (G. C.), 1940 (b). — The chemical nature of royal jelly (*Bioch. Journ.*, **34**, 1, 155-162).
- VELICH (A. V.), 1930. — Entwicklungsmechanische Studien an Bienenlarven [*Zeits. f. Wiss. Zool.*, **136** (2), 210-222].
- VERLAINE (L.), 1929. — L'instinct et l'intelligence chez les hyménoptères (*Bull. Soc. Entom. Belg.*, **69**, 224-238).
- VINOGRADOVA (T. V.), 1950. — Accélération du développement de l'Abeille et augmentation de la fécondité (en russe) (*Agrobiologia*, **4**, 79-86).
- VINOGRADOVA (T. V.), 1951 (a). — *Expériences de changement chez les Abeilles* (en les nourrissant d'extraits de vitamines). Lenizdat 41 pp. (en russe).
- VINOGRADOVA (T. V.), 1951 (b). — L'effet de la nourriture des colonies avec du levain [*Pchelovodstvo*, **12**, 17-18 (en russe)].
- VOOGD (C.), 1959. — How worker bees perceive the presence of their queen [*Zeits. f. vergl. Physiol.*, **41**, 527-582 (in english)].
- WAHL (O.), 1950. — Pollenersatzmittel (*Hess. Biene*, 189).
- WAHL (O.), 1952. — Zur Frage der Pollenersatzmittel [*Hess. Biene*, 270 (12), **37**].
- WAHL (O.) et BACK (E.), 1955. — Einfluss der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene (A. M.) (*Naturwiss.*, **4**, 103-104).
- WEAVER (N.), 1955. — Rearing of honeybee larvae on royal jelly in the laboratory (*Science*, **121**, 3145, 509-510).
- WEAVER (N.), 1957 (a). — Effects of larval age on dimorphic differentiation of the female honeybee [*Ann. Entom. Soc. of Amer.*, **50** (3), 283-294].
- WEAVER (N.), 1957 (b). — Experiments on dimorphism in the female honeybee [*Journ. Econ. Entom.*, **50** (6), 759-761].
- WEYER (F.), 1928. — Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopteren Arbeiterinnen (*Z. Wiss. Zool.*, **131**, 345-501).
- WHITCOMB (W. W.) et WILSON (H. F.), 1927. — A suggested explanation of why bees appear to use pollen substitutes for brood rearing (*Amer. Honey Prod.*, **1**, 36-38).
- WOODROW (A. W.), 1941. — Some effects of temperature, relative humidity, confinement and type of food on queen bees in mailing cages (*U. S. Depart. Agr. Bur. Entom. Plant. Quar. E.*, **529**, 13).
- WOODROW (A. W.), 1948. — Drying and storing pollen trapped from honeybee colonies (*Amer. Bee Journ.*, 124).
- YAKUSLIKINA (N. I.), 1947. — The growth substance in pollen (*Doklady Akad. Nank. S. S. S. R.*, **56**, 549).

QUELQUES NOTES ÉTHOLOGIQUES SUR LA VIE DANS LE NID CHEZ DEUX ESPÈCES MÉDITERRANÉENNES DE *CREMASTOGASTER* (HYMENOPTERA-FORMICOIDEA)

par
J. SOULIÉ

(Laboratoires d'Entomologie de la Faculté des Sciences de Toulouse et du Centre
de Biologie appliquée d'Azay-le-Ferron.)

L'ÉLEVAGE DES LARVES PAR LES OUVRIÈRES

Nous avons eu très fréquemment l'occasion d'observer dans nos élevages le comportement des ouvrières vis-à-vis des larves, notamment dans des nids artificiels des deux espèces *Cr. scutellaris* et *Cr. auberti*.

Sur la foi d'observations d'un grand nombre d'auteurs, au début de nos recherches, nous avons toujours pris soin de fournir aux ouvrières s'occupant de larves une partie du nid obscurcie pour qu'elles puissent élever le couvain à l'abri de la lumière.

Ce sont les fourmis elles-mêmes qui nous ont fourni la preuve que l'obscurité n'était pas absolument nécessaire au bon développement du couvain, bien au contraire.

En mai 1952 nous avons récolté dans la grande station de cette espèce de la baie du Troc, près de Banyuls, une colonie complète de *Cr. auberti* (avec femelle reine, très nombreuses ouvrières et couvain abondant). Cette colonie a été mise en élevage dans une fiole de bactériologie à bouchon aménagé (1). Cette fiole de bactériologie où les ouvrières avaient en quelques jours aménagé un nid sommaire avec des débris végétaux était recouverte d'un papier noir pour permettre l'élevage du couvain à l'obscurité. Les fourmis étaient installées dans leur nouvel habitat le 31 mai 1952. Le 25 juin 1952, les ouvrières ont dans la nuit vidé la pipette de 20 cm³ servant de réservoir à eau. Le 26 juin elles ont déménagé tout le couvain et l'ont installé dans cette pipette en pleine lumière. Les jeunes larves étaient collées contre les parois de verre de la pipette et les ouvrières circulaient de l'une à l'autre pour leur donner nourriture et soins (Cf. photographies a, b). Il ne restait dans le nid obscurci que la femelle et les œufs. Au fur et à

(1) Cf. Techniques d'études et d'élevage. Introduction in: J. SOULIÉ : Étude de la nidification chez quelques espèces de fourmis du genre *Cremastogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et de l'Asie du Sud-Est. *A paraître*.

mesure que de jeunes larves éclosaient à partir de ces œufs elles étaient transportées dans la pipette nurserie. Donc les larves ne sont pas lucifuges et d'ailleurs sont pratiquement incapables de se déplacer par leurs propres moyens (mais, en règle générale, les ouvrières ont une exacte notion des besoins de leurs larves et les installent, quand c'est possible, dans des

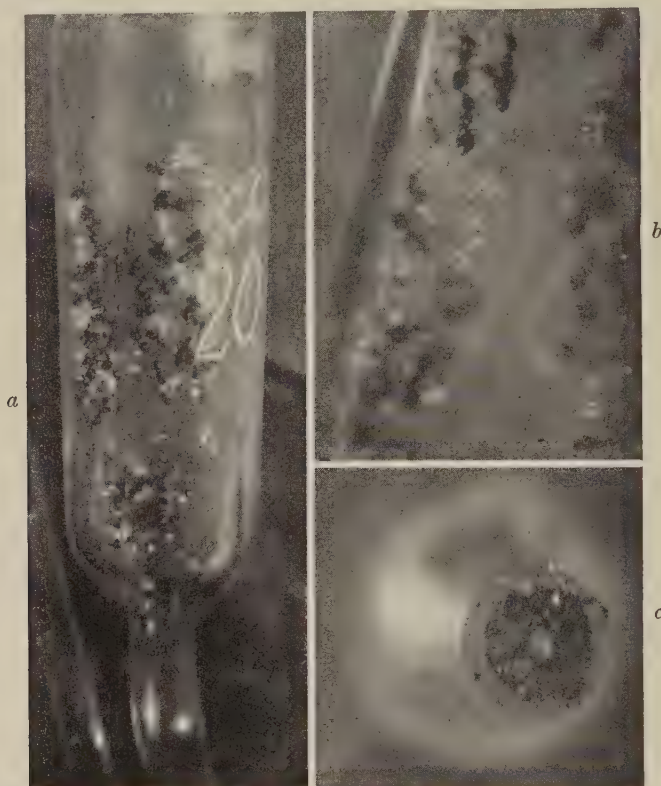


FIG. 1. — Élevage de larves de *Cr. auberti* en pleine lumière.

a) Vue d'ensemble de la pipette de 20 cm³ servant primitivement de réservoir d'eau à un nid artificiel et aménagée en « nurserie » par les ouvrières elles-mêmes.

b) A un plus fort grossissement, vue des larves fixées sur la paroi de verre et des ouvrières nourricières.

c) Le couvercle régulateur du degré hygrométrique dans la nurserie artificielle de *Cr. auberti*. Vue à la verticale du couvercle percé en son centre d'un orifice, surmontant l'extrémité supérieure de l'ampoule de la pipette de 20 cm³ où sont élevées en pleine lumière des larves de *Cr. auberti*.

conditions optima pour leur développement). Il semble donc bien que l'obscurité ne soit non seulement pas nécessaire mais même pas utile au développement normal des larves de *Cr. auberti* (la femelle reine seule étant nettement lucifuge dès qu'elle est désailée et a commencé à pondre).

Mais cette observation n'est pas propre à *Cr. auberti*. Nous avons noté un comportement analogue chez des ouvrières de *Cr. scutellaris*. Sur deux élevages ne comprenant que des ouvrières et du couvain et ayant réamé-

né leur nid dans des fioles de Roux (2) les larves étaient installées contre la paroi de verre supérieure de la fiole, en pleine lumière, naturelle (et d'intensité variable, car à certaines heures du jour la lumière solaire, par la fenêtre du laboratoire, frappait directement la paroi de la fiole) ou artificielle. Comme pour *Cr. auberti* dans l'exemple précédent, les larves étaient fixées directement à la paroi de verre et les ouvrières nourricières circulaient auprès d'elles.

Dans ces deux cas d'ailleurs l'installation des larves contre la paroi de verre n'était pas permanente. Selon la température ambiante les larves étaient soit installées à la lumière, soit déménagées dans les profondeurs du nid occupant l'intérieur de la fiole de Roux.

Dans la nature, on ne trouve jamais de larves installées à la lumière. Quel est donc l'autre facteur, dont le rôle a pu être confondu par beaucoup d'auteurs avec celui de la lumière, qui régit le comportement des ouvrières au sujet de l'installation du couvain ?

Nous avons été mis sur la voie par un aménagement spontané de leur nurserie dû aux ouvrières de *Cr. auberti* installées dans la pipette de 20 cm³ dans l'exemple cité au début. Après quelques jours d'installation, les ouvrières ont confectionné à l'aide de pisé (débris végétaux mêlés d'humus et de salive) un couvercle fermant l'extrémité supérieure de l'ampoule de la pipette. Ce couvercle était perforé d'un orifice en son centre et nous avons remarqué que la dimension de cet orifice variait avec le degré hygrométrique de l'atmosphère ambiante (Cf. photographie c). Dans une atmosphère relativement sèche le trou était minuscule ou même pratiquement bouché à l'aide de quelques débris. En atmosphère humide il béait beaucoup plus largement. Nous avons pu surprendre des ouvrières en train d'agrandir l'orifice en mordillant le pourtour.

Il est normal que les larves mal protégées par leur cuticule mince soient beaucoup plus sensibles au dessèchement que les imagos (nous savons que pour elles, par exemple, le degré hygrométrique ne joue pratiquement pas comme facteur modificateur de leur activité) (3).

La constance (ou quasi-constance) du degré hygrométrique dans le local pratiquement clos que constitue un nid, naturel ou artificiel, est liée à la turbulence de l'atmosphère de ce local. Nous l'avons maintes fois vérifié sur des élevages en nid de Janet multiples. Si l'on soulève simplement le papier noir occultant une case où les ouvrières élèvent du couvain, on provoque une perturbation légère, bientôt calmée. Il n'y a pas de déménagement de larves (et cela quelle que soit l'intensité lumineuse). Par contre, si l'on soulève la lame de verre fermant la case, les ouvrières s'emparent des larves et les transportent rapidement dans une autre case fermée. Nous avons procédé à une expérience complémentaire : sans déplacer ni le papier ni le verre, nous soufflons dans un petit tube d'évacuation d'eau de la case à couvain. Immédiatement nous provoquons le déménagement des larves.

(2) Cf. note (1).

(3) Cf. J. Soulié : Recherches écologiques sur les fourmis du genre *Cremastogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et du Sud-Est asiatique. *A paraître*.

C'est le même phénomène qui se produit quand, dans la nature, on ouvre avec précaution une fourmilière et qui a pu faire croire à certains auteurs que les ouvrières soustrayaient les larves à l'action de la lumière. Quand on soulève une pierre formant le « toit » d'une fourmilière et que les larves sont à ce moment-là dans les chambres de l'étage supérieur, en même temps qu'on les expose à la lumière, on les met aussi à « l'air libre » et les conditions hygrométriques qui régnaient dans les chambres sont totalement bouleversées. C'est pour les soustraire à ce danger que les ouvrières transportent leurs larves dans les profondeurs du nid où règnent des conditions normales. Il est possible que, de plus, le facteur température entre aussi en jeu, la température pouvant s'élever très rapidement à la lumière solaire (mais dans ce cas ce facteur ne jouerait qu'un rôle accélérateur du phénomène que les variations du degré hygrométrique suffisent à déclencher).

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1961 - 4^e trimestre - N^o d'ordre : 3664 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.
Dépôt légal 1961 - 4^e trimestre - N^o d'ordre : 3602.

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : J. Lecomte, Laboratoire de Recherches Apicoles "La Guyonnerie", BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise) — France.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2° partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 19 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V°). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI°).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — **Ouvrages.** — Franklin PIERRE : *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune. 32 NF.

III. — **Colloques internationaux.** — XXXII : *Écologie*. 27 NF.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*. 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII°)
C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

SOMMAIRE

Vergleichende Untersuchungen über einige Verhaltensweisen von <i>Polyergus rufescens</i> Latr. und <i>Raptiformica sanguinea</i> Latr., von H. BECK	1
Temperaturunabhängige rhythmische Erscheinungen bei Rossameisenkolonien (<i>Camponotus ligniperda</i> Latr. und <i>Camponotus herculeanus</i> L.) (Hym. Form.), von Bert HOELLDÖBLER	13
Material on sexual biology of the ant <i>Formica rufa</i> L., by P. I. MARIKOVSKY	23
Sur quelques facteurs alimentaires, accélérateurs du développement des œufs dans les ovaires des ouvrières d'abeilles (<i>Apis m. L.</i>), par Janine PAIN	31
Quelques notes éthologiques sur la vie dans le nid chez deux espèces méditerranéennes de <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea), par J. SOULIÉ.....	95
